АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Научный совет по комплексной проблеме
«Кибернетика»

Е.Н. СОКОЛОВ
Л.А. ШМЕЛЕВ

Нейробионика

ОРГАНИЗАЦИЯ НЕЙРОПОДОБНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И СИСТЕМ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
«НАУКА»
1983

УДК 519.95

Соколов Е. Н., Шмелев Л. А. **Нейробионика. Организация нейроподобных элементов и систем.** М.: Наука, 1983.

В книге даны представления об информационных свойствах нервной клетки, организации нейронных сетей, сенсорных и управляющих систем мозга. Рассмотрены структуры из нейроподобных элементов для анализа слуховых, зрительных, тактильно-вибрационных сигналов и организации управления. Даны принципы построения нейробионических искусственных информационных систем.

Предназначена для специалистов, исследующих механизмы мозга и разрабатывающих сенсорные и управляющие системы роботов.

Ответственный редактор

доктор биологических наук
В. Д. ИЛЬИЧЁВ

С $\frac{1502000000-240}{042(03)283}$ 122—83-II © Издательство «Наука», 1983 г.

ВВЕДЕНИЕ

Процессы в нейронных структурах мозга давно привлекают к себе внимание специалистов, разрабатывающих новые принципы построения эффективных информационных систем. Выявление принципов нейронной организации мозга становится теперь особенно актуальным в связи с возникновением идей по созданию многоканальных вычислительных систем с параллельной обработкой информации, разработкой автономных управляющих систем типа роботов, развитием идей искусственного интеллекта [18, 24, 28, 46, 47].

«Нейробионика» — наука об организации технических систем из нейроподобных элементов. Основным этапом нейробионических исследований является моделирование нейроподобных систем при помощи ЭВМ или на базе уже имеющихся функциональных элементов. Под нейроподобными системами понимаются физические системы или математические модели, воспроизводящие наиболее существенные информационные свойства нейронных структур.

Можно выделить два класса нейроподобных структур: сети их нейроподобных элементов и локальные цепи, в которых элементами выступают отдельные компоненты нейронов. Частным случаем локальных цепей является взаимодействие дендритов.

После выяснения организации тех или иных нейронных механизмов оказывается возможным из нейроподобных элементов строить системы, не имеющие прямых биологических прототипов, но отвечающие общим принципам их построения.

Важным условием развития нейробионики как науки об общих принципах нейронной организации с последующим использованием этих принципов в технике является создание соответствующей элементной базы. Такой базой являются, в частности, нейроподобные суммирующие

аналоговые элементы со многими входами, коэффициенты связей (веса) которых могут временно или длительно изменяться. Эти изменения достигаются либо воздействием на связи сигналов от других элементов, выполняющих функции управления связями, либо в процессе прохождения по ним сигналов.

Нейробионические структуры могут явиться эффективной элементной базой для создания роботов, обладающих в той или иной степени искусственным интеллектом. Константность восприятия и управления движением в константно воспринимаемой среде — вот главное их достоинство.

Прикладные задачи нейробионики определяются требованиями техники, промышленности и направлены в основном на разработку многоэлементных информационных систем, в которых используются принципы организации нейронных структур мозга, на разработку практических рекомендаций по их созданию.

Структурная схема задач нейробионики. Основной задачей нейробионики является исследование нейронной организации мозга, направленное на разработку новых принципов построения искусственных информационных систем из нейроподобных элементов. Эта задача разветвляется на следующие три: структурно-функциональное моделирование нейронов, моделирование нейронных механизмов обучения и памяти, структурно-функциональное моделирование нейронных сетей.

Моделирование нейрона требует решения таких задач, как:

1. Исследование и моделирование информационных свойств возбудимой мембраны сомы нейрона, дендритов, аксонов.

2. Исследование информационных свойств отдельных, элементарных, звеньев нейрона (дендритных и аксонных структурно- или функционально-неоднородных участков: локальных расширений, узлов ветвления, участков мембраны с измененными свойствами).

3. Исследование и моделирование пластических свойств нейрона — различного рода структурных и функциональных перестроек в нервной клетке (изменения эффективности синапсов, возбудимости отдельных участков мембраны, образования новых или распада старых связей нервной клетки, изменения молекулярных соотношений внутри клетки).

Прикладным результатом исследований является разработка принципов организации элементной базы для более совершенных информационных систем: параллельных ЭВМ, искусственных органов чувств роботов и т. п.; разработка однородных вычислительных сред, основанных на принципах организации возбудимой мембраны.

Моделирование нейронных механизмов обучения и памяти предполагает решение следующих задач:

1. Исследование принципов управления структурно-функциональной организацией нейронных сетей; разработка искусственных функциональных нейроподобных элементов и блоков с перестраиваемой структурой связей между элементами.

2. Разработка принципов взаимодействия автоматических устройств с окружающей средой, основанных на механизмах пластических перестроек в нейронных сетях мозга живых организмов, происходящих в процессе обучения и адаптации.

Моделирование структурно-функциональной организации нейронных сетей состоит из таких задач, как:

1. Исследование абстрактных (не учитывающих строение реального прототипа) нейроподобных сетей, направленное на выяснение возможностей сетей разного вида к переработке информации. Оценка устойчивости и точности выполнения тех или иных операций.

2. Моделирование нейроподобных сетей сенсорных систем анализаторов. Разработка новых принципов построения высокочувствительных и надежных датчиков, элементов и структур для приема, обработки и передачи информации для целей очувствления роботов.

3. Моделирование нейроподобных сетей, управляющих движением. Разработка новых принципов построения систем управления для роботов и других автономных технических средств.

4. Разработка бионических принципов организации функциональных блоков для вычислительных и управляющих информационных устройств на основе параллельной обработки информации по множеству каналов.

Исследования в области нейробионики представляют собой перспективный путь познания механизмов работы мозга, с одной стороны, с другой — дают возможность разработки новых принципов создания сложных технических устройств, в частности автономных систем роботов.

В монографии систематизированы современные представления об информационных свойствах нервной клетки, организации нейронных сетей, сенсорных и управляющих систем мозга.

При разработке моделей нейронных структур ряда отделов мозга проведено согласование морфологических, электрофизиологических и психофизиологических сведений, использованы современные представления о механизмах образования межнейронных связей, объединения нейронных структур в целостные системы. Предложены нейронные модели ряда конкретных анализаторных механизмов. Содержание книги составили результаты проведенных авторами экспериментальных и теоретических исследований, положенных в основу курса лекций, читающихся авторами в Московском государственном университете.

В главе 1 изложены современные представления о нейроне как сложной системе переработки информации. Дано понятие редуцированного нейрона, рассмотрены информационные свойства активных дендритов и локальных цепей.

Общие принципы переработки информации в нервной системе животных и человека описаны в главе 2. Выделены основные типы нейронов. Дано понятие принципа кодирования сигнала номером нейрона-детектора, кодирования реакции номером командного нейрона, представлена структура концептуальной рефлекторной дуги, дано представление об инвариантном детекторе и константном экране, а также информационные функции адаптации и латерального торможения.

В главе 3 представлены структуры, выполняющие функции анализа акустических сигналов: детектора направления и скорости движения звука, интенсивности и высоты, а также детекторы сложных звуковых комплексов, описана нейронная организация отделов мозга, решающих задачу пассивной и активной звуколокации. Дана интерпретация функционального назначения отдельных нервных клеток, отличающихся по морфологии.

Модель нейроподобных структур виброрецепции, объясняющая механизмы различения вибрационных сигналов по частотным и интенсивностным составляющим, изложена в главе 4. В главе 5 описаны структуры, воспроизводящие анализ оптических сигналов: детекторы интенсивности, цвета, глубины, элементов формы, скорости.

Модели саккадических, прослеживающих и компенсаторных движений глаз, результаты моделирования координации движений глаз и исполнительных движений руки при манипулировании с неподвижными и движущимися объектами представлены в главе 6.

Глава 7 посвящена рассмотрению организации нейроподобных систем как основы для построения параллельных вычислительных устройств на однородных средах. В главе приведены примеры построения нейробионического спектрального анализатора, сетей, позволяющих при помощи неточных детекторов точно измерять временные интервалы; описаны сети, выполняющие математические операции и решающие системы линейных уравнений.

Электронная библиотека
scilib.narod.ru
scanned by
http://scilib.narod.ru

Глава 1

НЕЙРОН

По современным представлениям нервная клетка (нейрон) представляет собой основной функциональный элемент нервной системы, перерабатывающий поступающую к нему информацию и передающий результат переработки другим нейронам [19].

1.1. Строение нейрона

1.1.1. Сома, дендриты, аксон

Нейрон состоит из тела клетки — сомы, множества ветвящихся отростков — дендритов, по которым поступают сигналы, и обычно одного выходного волокна — аксона. Внутриклеточная среда отграничена от внеклеточной тонкой оболочкой — мембраной. На мембране сомы и дендритов расположены синапсы — окончания аксонов других нейронов (иногда своего аксона тоже). Сома нейрона состоит из ядра, содержащего генетический аппарат, и цитоплазмы, в которой осуществляется синтез белков. В теле ней-

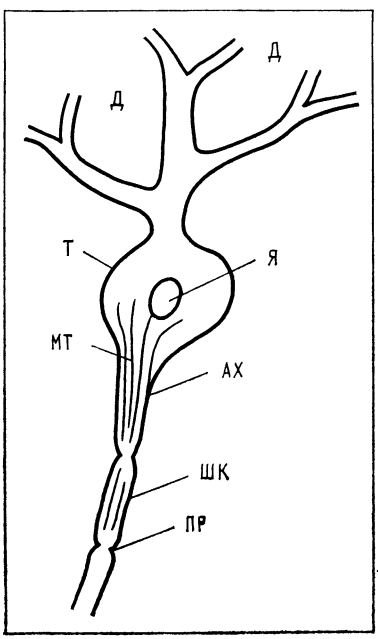


Рис. 1.1. Схема нейрона

Д — дендриты, Т — тело нейрона, Я — ядро, МТ — микротрубочки, АХ — аксонный холмик, ШК — шванновские клетки, ПР — перехваты Ранвье

рона, в дендритах и аксонах имеются микротрубочки диаметром около 200 Å, которые предположительно служат для транспорта синтезируемых в теле нейрона белков.

Переход сомы нейрона в аксон называется аксонным холмиком и характеризуется высокой возбудимостью. Аксоны некоторых нейронов нервной системы покрыты оболочками, состоящими из шванновских клеток или клеток глии. Промежутки между ними — перехваты Ранвье (рис. 1.1).

Разные типы нервных клеток характеризуются разной геометрической структурой дендритов. Встречаются дендриты довольно длинные, простирающиеся от сомы на расстояние в 30—40 диаметров сомы, маловетвящиеся. Другие дендриты — на расстояние порядка диаметра сомы и имеют большое количество узлов ветвления.

1.1.2. Структура мембраны нейрона

Мембрана толщиной 70—80 Å, отделяющая цитоплазму нейрона от внешней среды, состоит из слоя фосфолипидных молекул, имеющего с внешней и с внутренней сторон слои белковых молекул. Центральный фосфолипидный слой обладает симметричной структурой, в которой жирные кислоты липидов обращены внутрь мембраны. Поперечник мембраны пронизывают каналы, по которым могут перемещаться определенные ионы. В мембрану встроены рецептивные белки, управляющие состоянием ионных каналов (рис. 1.2). В модели мембраны совокупность каналов представлена сопротивлением, а совокупность диэлектрических участков — параллельно включенной емкостью.

Мембрана, окружающая нервную клетку (сому, дендриты и аксон), бывает двух типов: пассивная и активная. Пассивная мембрана способна проводить электрическое возбуждение лишь электротонически (с затуханием), как кабель. Активная мембрана способна формировать и проводить незатухающий с расстоянием импульс. Эти два типа мембран могут перемежаться.

Установлено, что в активной мембране существуют особые участки — каналы, которые могут быть в открытом или закрытом состоянии. Обычно каналы бывают двух типов: проводящие ионы натрия, проводящие ионы калия. Каналы каждого из этих типов проводят только ионы одного вида (либо только калия, либо только натрия). Уп-

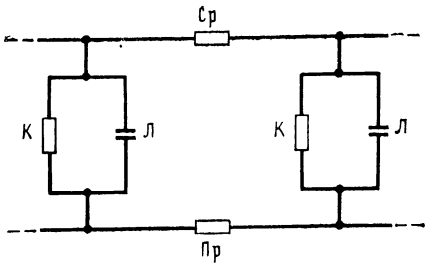


Рис. 1.2. Модель мембраны нейрона

К — канал, Л — липид, Ср — среда, Пр — протоплазма

равление (открытие, закрытие) каналов осуществляют многовалентные катионы, в основном кальция. В невозбужденной мембране катионы кальция находятся в связанном состоянии с молекулами, образующими каналы, закрывая каналы. Смещение полярных участков некоторых молекул мембраны открывает каналы для ионов натрия и калия, что приводит к возбуждению мембраны и генерации распространяющегося потенциала действия.

1.1.3. Синапсы, типы синапсов

Синапсы — участки взаимодействия аксонных терминалей с мембраной нейрона — бывают двух типов: возбуждающие и тормозные. Возбуждающие увеличивают деполяризацию мембраны, тормозные — гиперполяризацию мембраны.

По принципу своего влияния на мембрану синапсы подразделяются на химические и электрические. Кроме того, различают аксо-аксональные, аксо-соматические, аксо-дендритические, дендро-дендритические и сомато-соматические синапсы (рис. 1.3).

Хотя плотность распределения синапсов на соме и дендритах в среднем одинакова, однако более высокая плотность распределения синапсов имеет место в узлах ветвления и в области локальных расширений дендритов. Поэтому узлы ветвления дендритов имеют особое значение при функционировании нейрона.

На соме нервных клеток в большинстве случаев синапсы мелкие, их линейные размеры не превышают 0,2—0,4 мкм (для нервной системы млекопитающих), в то время как на дендритах значительная часть синапсов имеет протяженность около 1 мкм.

На дендритах бывают синаптические контакты специального вида, так называемые «шипиковые» синапсы, располагающиеся на грибообразных отростках. Шипик

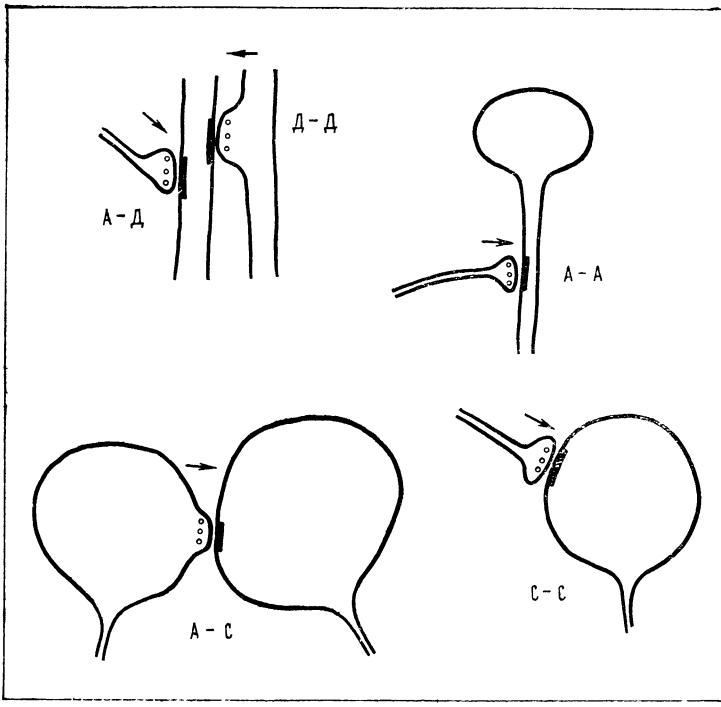


Рис. 1.3. Типы синапсов

Д — Д — дендро-дендритные, А — А — аксо-аксональные, С — С — соматосоматические, А — С — аксо-соматические

состоит из тонкой ножки, окончание которой утолщено в 3—5 раз, образуя головку шипика. На головке размещается один или несколько обычных синаптических контактов. В некоторых отделах мозга на шипиках расположено подавляющее большинство синапсов.

1.2. Процессы на мембране

Мембрана содержит пассивные и активные участки. Пассивная мембрана обладает способностью проводить отклонения потенциала в какой-либо точке от равновесного значения к другим точкам с затуханием, пропорциональным расстоянию. В активной мембране распространяется волна регенерирующего возбуждения за счет вольт-зависимого изменения проводимости ионных каналов.

В спокойном состоянии мембраны среда внутри клетки имеет некоторый «потенциал покоя» (примерно 70 мВ) относительно внешней среды. Эта разность потенциалов определяется разной концентрацией ионов ряда элементов, главным образом ионов натрия и калия. В покое концентрация ионов калия на порядок ниже, чем с внутренней стороны (внутри нервной клетки или волокна).

Внутренняя поверхность мембраны заряжена отрицательно по отношению к ее наружной поверхности. Наблюдаемая разность концентраций ионов и потенциалов по обе стороны мембраны обусловлена процессами клеточного обмена — неким гипотетическим «метаболическим насосом», выкачивающим часть ионов натрия наружу и накачивающим часть ионов калия внутрь клетки.

Внутриклеточный потенциал может повышаться (деполяризация) или еще более понижаться (гиперполяризация). Изменение потенциала в сторону деполяризации называют также возбуждающим постсинаптическим потенциалом (ВПСП), а в сторону гиперполяризации — тормозным постсинаптическим потенциалом (ТПСП). Соответственно все факторы, включая действие синапсов, называют возбуждающими или тормозными в зависимости от того, повышают или понижают они потенциал с внутренней стороны мембраны.

Возбуждающее воздействие, вызывающее повышение внутриклеточного потенциала (деполяризацию), не приведет к активному возбуждению мембраны, если не достигнут уровень возбуждения, т. е. изменение потенциала было меньше порогового. При этом порог по потенциалу зависит от формы возбуждающего импульса: чем положе восходящий фронт импульса, тем выше порог. Подпороговые изменения потенциала сопровождаются трансмембранным током, образованным емкостным током и током утечки. При подпороговых процессах проницаемость мембраны для ионов существенно не меняется, поэтому и процессы относят к пассивным.

Активный процесс начинается с того момента, когда внутриклеточный потенциал превысил уровень порогового возбуждения. С этого момента резко увеличивается проницаемость мембраны для ионов натрия. Проходя снаружи через мембрану внутрь клетки (волокна), ионы натрия еще больше повышают внутренний потенциал, повышение потенциала увеличивает проницаемость для ионов натрия. Процесс нарастает лавинообразно до тех пор, пока

разность потенциалов между внутренней и внешней средами не достигнет противоположного знака, затем ток натрия убывает. Зато постепенно увеличивается проницаемость мембраны для ионов калия. Калиевый ток течет навстречу натриевому. Он также достигает максимума и затем спадает. За счет тока натрия этот потенциал достигает своего максимума, а ток калия вновь сводит потенциал мембраны к значению, свойственному потенциалу покоя.

1.2.1. Активный транспорт ионов через мембрану

По современным представлениям в нейроне исходно существуют различные концентрации ионов калия внутри и снаружи клетки. Потенциал равновесия «запирает» выход ионов калия из клетки. Однако отрицательный потенциал создает условия движения в клетку ионов натрия из внешней среды, что в свою очередь снижает уровень отрицательного мембранного потенциала, облегчая выход калия под влиянием разницы концентраций. Постепенно концентрации ионов калия и натрия внутри и снаружи будут выравниваться. Для того чтобы поддержать эту разницу концентраций, должен существовать механизм вывода ионов натрия из клетки и переноса ионов калия в клетку.

Этот механизм называют натрий-калиевым насосом. Внутриклеточный натрий на внутренней стороне мембраны соединяется с веществом — носителем В. Комплекс NaB электронейтрален и благодаря диффузии выходит наружу, где расщепляется. Освободившийся носитель В под влиянием энзима переходит в форму С и присоединяет ион калия K^+. Комплекс КС диффундирует внутрь клетки и отдает ион калия. Переносчик С при участии АТФ переходит в форму В с использованием внутренней энергии клетки (рис. 1.4), и цикл повторяется.

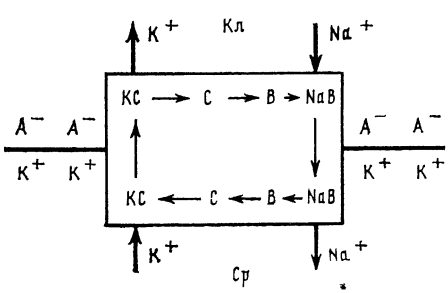


Рис. 1.4. Активный транспорт ионов через мембрану

Кл — клетка, Ср — среда,
K^+ — катионы калия,
Na^+ — катионы натрия,
A^- — анионы

1.2.2. Электротонический потенциал. Фиксация напряжения

При подаче импульса тока через введенный в тело нейрона микроэлектрод можно обнаружить, что потенциал нейрона, регистрируемый вторым микроэлектродом, изменяется. Нейрон деполяризуется при инъекции положительных зарядов и гиперполяризуется при введении отрицательных. Схематически мембрану нейрона можно представить как параллельно подключенные емкость и сопротивление. Емкость образована диэлектриком — фосфолипидами мембраны. Сопротивление создают каналы ионной проводимости. При достижении мембраной потен-

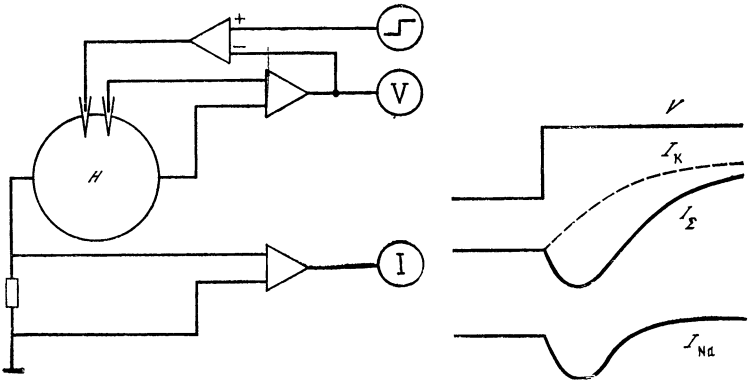


Рис. 1.5. Фиксация напряжения на мембране

Г — генератор; V — напряжение на мембране нейрона (Н); I — калиевый ток, регистрируемый при замене натрия на холин; I_Σ — суммарный ток; I_{Na} — натриевый ток ($I_{Na} = I_\Sigma - I_K$)

циала покоя, определяющегося соотношением потенциалов равновесия разных ионов, суммарный ток равен нулю.

При подаче импульса тока сначала он течет через емкость (емкостный ток). Падение напряжения на сопротивлении при этом равно нулю. По мере зарядки конденсатора все большая доля тока течет через сопротивление. После зарядки конденсатора ток течет через мембрану, создавая на ней падение напряжения (рис. 1.5).

1.2.3. Потенциал действия

Методом фиксации напряжения было показано, что мембрана нейрона имеет быстро инактивирующуюся натриевую проводимость и устойчиво сохраняющуюся калие-

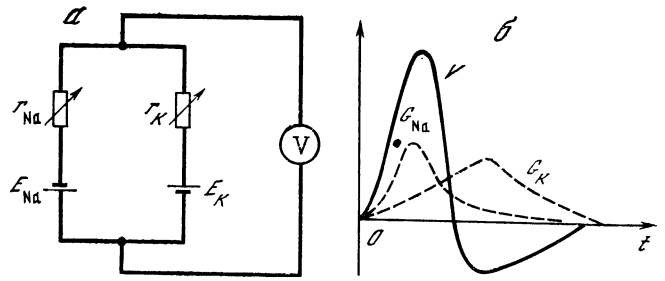


Рис. 1.6. Генерация потенциала действия

а — схема мембраны нейрона; *б* — потенциал действия *V* определяется соотношением натриевой g_{Na} и калиевой g_K проводимостей

вую. Если не учитывать влияние емкостей, то нейрон можно представить схемой, состоящей из двух батарей и двух переменных сопротивлений. Одна батарея определяется потенциалом равновесия для калия (—75 мВ). Переменное сопротивление воспроизводит изменение калиевой проводимости. Другая батарея определяется потенциалом равновесия по натрию (+55 мВ) и переменным сопротивлением, воспроизводящим натриевую проводимость. Эти батареи и сопротивления образуют цепь, формирующую потенциал действия. При этом падение напряжения на мембране определяется соотношением проводимостей (рис. 1.6).

1.2.4. Суммация электротонических потенциалов

Электрические свойства мембраны нейрона характеризуются двумя константами: постоянной времени и постоянной длины. Постоянная времени мембраны определяет временную суммацию электротонических потенциалов: при поступлении на один и тот же участок мембраны двух электротонических потенциалов они суммируются на интервале времени, пропорциональном постоянной времени. Постоянная длины мембраны определяет пространственную суммацию электротонических потенциалов: если два электротонических потенциала одновременно поступают на два соседних участка пассивной мембраны, то к собственному потенциалу каждого участка добавляется часть потенциала соседнего участка, пропорциональная расстоянию между участками, деленному на постоянную длины мембраны.

Когда электротонические потенциалы возникают в разных участках мембраны в разные моменты времени, то их суммация определяется как постоянной времени, так и постоянной длины мембраны — имеет место так называемая пространственно-временная суммация.

Клетки с большими значениями этих констант более эффективно суммируют сигналы. Суммация позволяет мембранному потенциалу достичь критического значения генерации потенциала действия даже тогда, когда отдельные электротонические потенциалы этого уровня не достигают. Электротонические потенциалы определяются пассивными свойствами мембраны — емкостью и сопротивлением. Однако источником электротонических потенциалов в пассивных участках мембраны могут быть происходящие в прилежащих участках изменения потенциала, вызванные изменением ионной проводимости. Так, потенциал действия, генерируемый вследствие открывания натриевых каналов, создает в прилегающих участках, еще не охваченных процессом открытия натриевых каналов, деполяризационный сдвиг, определяемый константой длины мембраны. Аналогичным образом постоянная времени и постоянная длины вносят свой вклад в суммацию электротонических потенциалов, вызванных другими источниками: постсинаптическими потенциалами и пейсмекерными потенциалами.

1.2.5. Пейсмекерные потенциалы

В ряде нейронов даже после полной изоляции их сомы (ампутации дендритов и аксонов) при внутриклеточной регистрации наблюдаются колебания потенциала амплитудой 10—20 мВ и частотой от 1,0 до 2,5 Гц, получившие название пейсмекерных потенциалов. Эти потенциалы могут быть регулярными или образовывать отдельные веретена, в которых амплитуда потенциалов постепенно возрастает, достигает максимума и падает. Сравнение пейсмекерных потенциалов нейрона до и после изоляции от других нервных клеток указывает на то, что источником колебаний являются эндогенные процессы, поскольку тип активности сохраняется и в полностью изолированном нейроне. Если пейсмекерные потенциалы достигают порога генерации потенциала действия, то они запускают их генерацию.

Таким образом, благодаря наличию пейсмекерных потенциалов нейрон становится активным генератором. Более того, поскольку определенный тип нейрона и при полной изоляции сохраняет свой тип пейсмекерной активности, эта активность является генетически заданной. Вместе с тем пейсмекерный потенциал очень чувствителен к изменениям уровня мембранного потенциала: небольшая деполяризация клетки током до 1 нА достаточна для того, чтобы увеличить частоту и амплитуду пейсмекерных потенциалов, а гиперполяризация в тех же пределах ведет к замедлению пейсмекерных колебаний, их урежению, снижению амплитуды и, наконец, полному подавлению. Анализируя пейсмекерные потенциалы, можно заметить, что при возрастании их амплитуды деполяризационная волна становится более острой. Это объясняется тем, что к пейсмекерному потенциалу присоединяется локальный потенциал, не достигающий порога развития лавинообразного процесса, связанного с генерацией потенциала действия. Чувствительность пейсмекерных потенциалов к сдвигам мембранного потенциала делает их легко управляемыми внешними влияниями.

У ряда нейронов можно обнаружить несколько локусов пейсмекерных колебаний с разными свойствами и разным вкладом в механизмы генерации потенциалов действия. Источником пейсмекерных колебаний, по-видимому, являются электрогенные эффекты активного транспорта ионов. Переходы от деполяризации к гиперполяризации, образующие пейсмекерную волну, не сопровождаются изменением сопротивления мембраны. Активный транспорт ионов натрия ограничивается при развитии гиперполяризации. Активный транспорт ионов хлора ограничивается развитием деполяризации. Таким образом, пейсмекерный потенциал имеет зону оптимума, ограниченную сверху определенной деполяризацией, а снизу — определенной гиперполяризацией нейрона.

1.2.6. Электрический синапс

Электрический синапс образован срастанием мембран пресинаптического и постсинаптического нейронов. Ток, инъецируемый в один нейрон через каналы, связывающие обе мембраны, затекает в постсинаптический нейрон пассивно и регистрируется на его мембране в виде электротонического потенциала.

Если один (пресинаптический) нейрон генерирует потенциал действия, то у второго (постсинаптического) обнаруживается электротонический потенциал, в искаженной форме воспроизводящий за счет пассивных свойств мембраны потенциал действия пресинаптической мембраны в виде дифазного потенциала. При суммации дифазных потенциалов постсинаптический нейрон сам генерирует потенциал действия, распространяющийся по аксону.

1.2.7. Квантовый механизм химического синапса

Электрический синапс содержит каналы, непосредственно связывающие пре- и постсинаптическую мембраны и обеспечивающие электротоническую связь между нейронами.

В отличие от электрического в химическом синапсе пре- и постсинаптическая мембраны разделены, и электротонический потенциал не принимает участия в связи нейронов. Связь реализуется посредством химических передатчиков — медиаторов. Медиатор находится в специальных гранулах — везикулах, находящихся в пресинаптической терминали. Под действием прибывшего в пресинаптическую терминаль импульса происходит присоединение везикулы к пресинаптической мембране, и в синаптическую щель в сторону постсинаптической мембраны выбрасывается порция — квант медиатора. При этом медиатор действует на рецептивный белок постсинаптической мембраны. Этот рецептивный белок управляет каналами ионной проводимости. В зависимости от того, в отношении каких ионов в постсинаптической клетке регистрируется миниатюрный постсинаптический потенциал (0,5—1 мВ) и как изменяется проводимость, спонтанно выделяются кванты медиатора, образуя в постсинаптическом нейроне последовательность миниатюрных потенциалов постоянной амплитуды со случайными интервалами между ними. Миниатюрные потенциалы исчезают, если будут блокированы рецепторы, специфичные в отношении данного медиатора. В регуляции выделения медиатора принимает участие кальций. При деполяризации кальций входит в пресинаптическую часть синапса и перемещается к участкам, где везикулы присоединяются к участкам пресинаптической мембраны. Кальций облегчает слияние мембраны везикулы с мембраной терминали, в результате чего происходит выделение кванта медиатора.

Поступающий к пресинаптическому окончанию потенциал действия деполяризует терминали, что приводит к открытию каналов кальциевой проводимости, которая в сильной степени зависит от уровня мембранного потенциала. Поступление кальция приводит к массированному выходу медиатора сразу из большого числа синаптических пузырьков. Суммация нескольких выделившихся в ответ на один потенциал действия квантов медиатора образует элементарный постсинаптический потенциал.

1.2.8. Транссинаптическая индукция энзимов

При действии медиатора на рецептор возникает комплекс, в котором белок обладает специфической конфигурацией. Такой белок может выполнять функцию индуктора: транспортируясь к ядру клетки и связываясь с репрессором, он включает механизм транскрипции в определенном опероне, обеспечивая синтез группы функционально связанных энзимов. Энзимы, поступая к участкам синтеза медиатора, усиливают в качестве катализаторов синтез медиатора в пресинаптической терминали нейрона. Таким образом, реализуется схема медиатор → трансформация рецептивного белка → включение оперона на молекуле ДНК → → транскрипция как синтез и-РНК → синтез энзимов → → транспорт энзимов по аксону к пресинаптическому окончанию → усиление синтеза медиатора в пресинапсе (рис. 1.7). Такой процесс носит название транссинаптической индукции энзимов.

Наиболее подробно транссинаптическая индукция энзимов изучена на адренергических нейронах шейного узла, синтезирующих в терминалях своих аксонов медиатор норадреналин (или иначе, норэпинефрин). Нейроны этого узла, обладая мускариновыми и никотиновыми рецепторами, чувствительны к ацетилхолину. При присоединении ацетилхолина к никотиновым рецепторам через сутки в нейроне увеличивается содержание ферментов, выполняющих функцию катализаторов при синтезе норэпинефрина. Синтезируемые в теле нейрона энзимы транспортируются по аксону к пресинаптическим окончаниям, где происходит повышенный синтез норэпинефрина.

Вызванное действием ацетилхолина на никотиновые рецепторы усиление синтеза энзимов опосредовано процессом транскрипции с участием и-РНК. Это доказывается тем, что антибиотик актиномицин-D, препятствующий

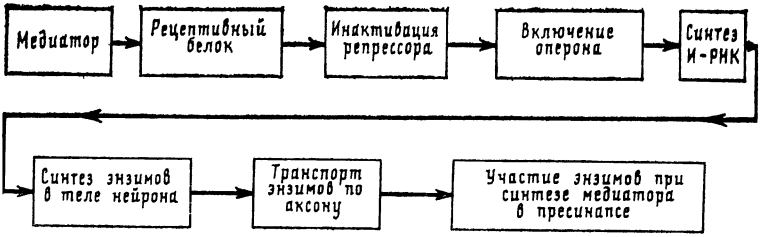


Рис. 1.7. Транс-синаптическая индукция энзимов

образованию молекулы и-РНК на матрице ДНК, включает транссинаптическую индукцию энзимов, катализирующих синтез норэпинефрина. Следует подчеркнуть, что индукция энзимов, ответственных за синтез норэпинефрина, происходит только в том случае, если ацетилхолин действует на никотиновые рецепторы. Если эти рецепторы блокировать, то индукции ответственных за синтез норэпинефрина энзимов не происходит.

Таким образом, аналогичный ферментативной адаптации механизм включен в регуляцию эффективности работы нейрона в звене синтеза медиатора.

1.3. Нейронные сети

Различают два крайних типа нейронных сетей: нелокальные нейронные сети и локальные. В нелокальных сетях нейрон выступает как структурная единица переработки информации. Локальные цепи принципиально отличаются от нелокальных тем, что в них единицей обработки информации является не весь нейрон, а отдельный участок его сомы, дендрита или аксона [5, 102]. Локальной называется цепь, образованная локальными участками одного или нескольких соседних нейронов, так что изменения в каждом из участков не затрагивают весь нейрон как целое.

Информационные свойства отдельного нейрона или его части существенно зависят от процессов, происходящих в дендритных и аксонных образованиях, и свойств его мембраны. Мембрана дендритов нейронов многих типов может быть возбудимой, способной проводить активное возбуждение. Морфологические данные говорят о наличии геометрически неоднородных участков в системах ветвлений дендритов и аксонов: расширений, узлов ветвления,

шипиков, касательных контактов [5—7]. Такие неоднородности участвуют в процессах переработки информации нейроном, являются элементарными звеньями нейрона, преобразующими информацию. Вблизи неоднородностей меняется скорость проведения возбуждения, амплитуда активного и пассивного процессов, форма импульса возбуждения [4, 26, 35]. В зависимости от вида неоднородности выходной сигнал будет представлять собой результат той или иной операции [26, 35, 46].

Информационные свойства локальных цепей определяются структурно-функциональными особенностями входящих в состав цепи участков нейронов, а также определяются характером латеральных возбуждающих и тормозных взаимодействий между нейронами сети.

1.3.1. Локальные цепи

Можно условно выделить локальные дендритные, локальные аксонные и смешанные локальные цепи. Локальные дендритные цепи — это такие образования, в которых имеются дендро-дендритные контакты как в структуре одного нейрона, так и между дендритами соседних нейронов. Локальные аксонные цепи образуют аксо-аксональные касательные контакты и анастомозные соединения аксонов разных нейронов. Смешанными локальными цепями назовем структуры из аксонных и дендритных ветвлений, в которых имеются контакты разных типов: дендро-дендритные, аксо-аксональные, аксо-дендритные, дендро-соматические и т. д. (рис. 1.8). Дендриты и аксоны могут иметь структурно-функциональные неоднородности, способствующие расширению набора операций, выполняемых в локальных цепях.

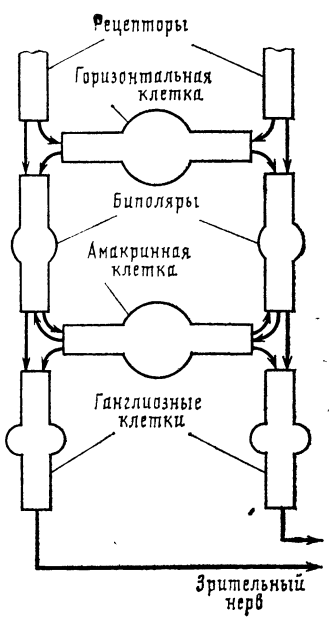


Рис. 1.8. Дендро-дендритные локальные цепи [102]

Простейшим случаем локальных цепей являются локальные аксонные цепи с аксо-аксональными синапсами, когда под влиянием импульса, проходящего по аксону одного нейрона, срабатывает одна из аксонных терминалей другого — невозбужденного нейрона, не влияя на аксонные ветви этого нейрона. Сома нейрона выполняет в этом случае функцию питания ветвей, а информационные процессы в ветвях развиваются независимо.

Более сложные локальные цепи образуются в результате дендро-дендритных контактов разных нейронов. В этом случае происходит локальная обработка информации во множестве точек локального взаимодействия дендритов. Следует учитывать, что при локальном взаимодействии на близких расстояниях генерация импульса не обязательна. Достаточно, чтобы один синапс оказал влияние в близком соседстве от другого и его эффективность изменилась за счет электротонического эффекта, связанного с входом кальция в рассматриваемый локальный участок мембраны.

Возможность образования отдельными участками мембраны нейрона независимых параллельно работающих локальных цепей означает, что единицей обработки является не нейрон как целое, а его отдельные локусы. В связи с этим функция нелокальных сетей является вторичной по отношению к информации, предварительно обработанной в локальных нейронных цепях. При помощи аксонных систем сигналы нейронной сети передаются затем на значительные расстояния.

1.3.2. Организация нейронных сетей мозга

Под нейронной сетью понимается нелокальная нейронная сеть из нервных клеток, между которыми заданы перекрестные (латеральные) возбуждающие и тормозные взаимодействия, в результате которых нейронные сети оказываются приспособленными для выполнения разнообразных информационных преобразований.

Выделяют несколько типов тормозных латеральных взаимодействий между нейронами сети: непосредственное латеральное торможение соседних нейронов через тормозные коллатерали; коллатеральное торможение через вставочный тормозный нейрон; возвратное торможение, заключающееся в том, что выходной сигнал нейрона возвращается к нему через тормозную коллатераль аксона и приводит

к торможению активности нейрона. Возвратное торможение может осуществляться по типу непосредственного или коллатерального торможения. Пресинаптическое заключается во влиянии синаптических контактов одного нейрона на синаптические контакты другого, уменьшающем активность этих контактов.

Торможение между нейронами может осуществляться как через химические, так и через электрические синапсы. Бывает изотропное латеральное торможение, равномерно распределенное между нейронами, и анизотропное латеральное торможение, когда в одном направлении торможение больше или меньше, чем в других.

Рассмотрим организацию нейронных сетей различных отделов мозга.

Новая кора. Основной структурно-функциональной единицей (элементарной нейронной сетью) новой коры служит колонка — вертикально расположенная группа клеток, связанных между собой преимущественно вертикальными связями. Кортикальная колонка нейронов образует модуль обработки информации, выделяющий один определенный признак сигнала. Расположение нейронов в виде множества колонок позволяет выделять несколько переменных в локальном участке топографического коркового представительства. Таким образом, с помощью вертикальных колонок в трехмерную структуру новой коры встраивается аппарат многомерного отображения внешней среды.

Так, форма кожной поверхности тела представлена в виде карты на постцентральной соматосенсорной коре. Каждый участок кожи представлен группой локальных колонок, каждая из которых содержит нейроны, отвечающие на данную модальность стимула в данном участке кожи. Другим примером колончатой организации коры мозга является представительство вибрисс крысы в коре. Каждая вибрисса представлена колонкой клеток, которые возбуждаются только при движении данной вибриссы [85].

Различают следующие типы корковых колонок: 1)микроколонки — в них представлены градации выделяемого признака; 2) гиперколонки, каждая из которых содержит набор микроколонок (в гиперколонке представлен набор градаций данного признака); 3) макроколонки, каждая из которых содержит набор гиперколонок (в каждой макроколонке представлен набор признаков в данном топографически локальном участке коры больших полуша-

рий, представляющем участок рецептивной поверхности).

Гиперколонка представляет собой корковую часть локального анализатора определенного свойства. Макроколонка представляет набор таких локальных анализаторов. Тангенциальные волокна серого вещества, распространяющиеся на 1—2 мм, по-видимому, создают латеральное торможение между гиперколонками, выделяющими одни и те же свойства в разных макроколонках. Следовательно, обработка информации о разных свойствах сигнала в разных точках пространства происходит в параллельных каналах.

Вверх от IV слоя идут нейроны отображения сигнала, нейроны V и VI слоев являются исполнительными элементами. Нейрон — элемент микроколонки является нейроном-детектором. Совокупность детекторов одного класса в гиперколонке одного топографического локуса образует квазирецептивную поверхность.

Зрительная кора. Зрительная кора приматов образована вертикальными колонками нейронов. В этих колонках представлены доминантные глаза, а также колонки нейронов, чувствительных к разной ориентации участка линии, находящегося в пределах топографически локального участка проекции сетчатки. Отрезок прямой линии в поле зрения возбуждает группу макроколонок, в которой, в свою очередь, возбуждаются гиперколонки определенного класса, а именно гиперколонки, выделяющие ориентацию линии. В этих гиперколонках будут возбуждены только те микроколонки, оптимальная чувствительность к ориентации линии у которых совпадает с ориентацией линии [62, 104, 105, 110].

Простые клетки зрительной коры. В соответствии с функциональными свойствами в зрительной коре кошки выделяют два основных класса нейронов: клетки с простыми рецептивными полями (простые) и клетки со сложными рецептивными полями (сложные) [68, 69]. Область рецептивного поля, в которой стационарный стимул вызывает разряд, называется полем разряда. Поле разряда образует только часть рецептивного поля. Другие участки рецептивного поля оказывают усиливающее или ослабляющее действие. Простые клетки оптимально отвечают при определенной ориентации линии в их рецептивном поле [51]. К возбуждающему рецептивному полю клеток примыкают тормозные зоны.

Простые клетки бывают двух типов. Одни построены

из концентрических нейронов наружного коленчатого тела с возбуждающими центрами, другие из нейронов с тормозящими центрами. Тормозные зоны построены из тех же элементов, что и возбуждающие. Таким образом, одни клетки отвечают на светлые линии при темном фоне, другие — на темные линии при светлом фоне. Клетки наружного коленчатого тела в отличие от простых клеток коры имеют концентрические, а не сильно сжатые эллиптические рецептивные поля. Возбуждающее и тормозное поля простой рецептивной клетки не совпадают по центру. Оптимальная ориентация рецептивного поля перпендикулярна линии, соединяющей центры возбуждающего и тормозного полей [69].

Сложные клетки зрительной коры. В отличие от простых клеток сложные клетки зрительной коры характеризуются большими рецептивными полями. Линия оптимальной ориентации, расположенная в рецептивном поле такой клетки, вызывает ответ на включение и выключение. Сложная клетка отвечает серией разрядов при движении линии в ее рецептивном поле [65]. Рецептивное поле сложных клеток построено из клеток латерального коленчатого тела с возбуждающими и тормозными центрами. Это относится к возбуждающей и тормозной зонам [69].

Сложные клетки, так же как и простые, имеют смещенные по центру перекрывающиеся рецептивные поля. Оптимальный наклон линии перпендикулярен линии, соединяющей центры полей. Сложные клетки возбуждаются как при действии светлых, так и темных полос. Кроме того, реакция на свет и темноту сразу же компенсируется сигналами противоположного знака. Таким образом, основное различие между простыми и сложными клетками обусловлено разным типом входов. Простые клетки имеют входы либо от ОН-, либо от ОФФ-нейронов. Сложные клетки получают сигналы и от ОН-, и от ОФФ-нейронов. При действии как темных, так и светлых полос имеет место сильное торможение по краям рецептивного поля [69].

Ретинотопическая проекция в зрительной коре. В зрительной коре обезьяны существует топографическая карта зрительного поля. Эта карта характеризуется «фактором увеличения», который показывает, какой размер участка представляет данную область зрительного поля. Фактор увеличения измеряется в мм/град. Представленный как функция эксцентриси-

тета фактор увеличения показывает, что область фовеа представлена в зрительной коре бо́льшими участками, чем периферические участки поля зрения. Максимальное значение фактора увеличения равно 6 мм/град.

Острота зрения измеряется минимальным углом различения точек на сетчатке. Для фовеа острота зрения равна 0,67 мин. На зрительной коре этому разрешению сигналов соответствует расстояние 67 мкм. При измерении размеров рецептивного поля нейрона зрительной коры оказалось, что гиперколонки (полный набор колонок нейронов с разной оптимальной ориентацией) расположены в зрительной коре на расстоянии 1—2 мм. Локальный образ в зрительной коре возникает в пределах одной гиперколонки. Различие двух стимулов на уровне коры определяется размером рецептивного поля [52].

Развитие нейронов зрительной системы. Нейроны латерального коленчатого тела релейного ядра зрительной системы формируются в течение недели около 40-го дня эмбрионального развития. Синаптический аппарат начинает складываться 20 дней спустя. Быстрое увеличение размеров и клеточных тел происходит в первый месяц постнатальной жизни. В условиях зрительной депривации этот процесс нарушается. В позднем пренатальном и раннем постнатальном периоде обнаруживают уже слоистую структуру. Основными признаками незрелости нейронов являются: наличие большого числа похожих на волоски выростов на дендритах и утолщений в виде колбочек, связанных с процессом роста [7, 56].

В конце первого месяца постнатальной жизни волоски и утолщения на дендритах исчезают. Степень морфологических изменений у разных типов нейронов различна.

Мультиполярные нейроны характеризуются несколькими основными дендритами, берущими начало от сомы нейрона. Такие нейроны встречаются во всех слоях с первого до шестого. Однако имеет место градиент в степени их зрелости. Так, когда первый слой содержит нейроны с развитым дендритным деревом уже без волосков и утолщений, дендриты мультиполярных нейронов пятого и шестого слоев еще имеют волоски и утолщения, а их дендритные ветви развиты слабо.

Биполярные нейроны имеют или два основных дендрита, или три, в последнем случае у них форма треугольника. Биполярные нейроны обладают большей степенью зрелости, чем мультиполярные нейроны.

Нейроны с дендритом, напоминающим аксон, характеризуются тонкими цилиндрическими дендритами, длина которых увеличивается в процессе развития. Нейроны с веерообразными дендритами приобретают черты взрослого состояния еще в эмбриональной стадии.

Общая схема созревания нейронов наружного коленчатого тела включает: 1) появление участков роста в виде колбочек (ранний пренатальный период); 2) появление тонких волосков на дендритах (поздний пренатальный период); 3) редукция участков роста и исчезновение волосков (несколько дней постнатального периода).

Эффективность зрительной системы обезьяны, проявляющаяся сразу же после ее рождения, является следствием пренатальной дифференциации нейронов наружного коленчатого тела. Позже следует лишь созревание с формированием шипиков и дистальных участков дендритных ветвей. Полное созревание дендритной системы завершается через четыре недели после рождения [56].

Нейроны зрительной коры формируются под влиянием факторов внешней среды [57, 81, 110]. При этом нейроны IV слоя коры, получающие афференты от наружного коленчатого тела, настроены селективно на определенный наклон линии генетически [111]. Что касается нейронов верхних слоев коры, образующих колонку, то они приобретают селективность в зависимости от того, какие нейроны IV слоя возбуждаются внешними сигналами. Так, в «вертикальной среде» они образуют связи с детекторами вертикальных линий IV слоя, а в «горизонтальной среде» — с детекторами горизонтальных линий IV слоя. В результате в ограниченной среде формируются только такие колонки, которые имеют характеристики возбуждающихся нейронов IV слоя [104, 105].

Исследования поглощения диоксиглюкозы нейронами зрительной коры в условиях стимуляции глаза кошки вертикальными или горизонтальными решетками показали, что клетки, обладающие общей ориентационной избирательностью, образуют на поверхности коры параллельные полосы, ортогональные представительству вертикального меридиана. Нейроны, характеризующиеся общей селективной ориентацией, образуют колонку. Аналогичным образом организована система представительства доминантного глаза [104].

Если котята воспитывались в «горизонтальной» или «вертикальной» среде, то поглощение глюкозы было раз-

личным при вертикальной и горизонтальной стимуляции. При совпадении ориентации линий в опыте животного с ориентацией тест-стимула обнаруживались более широкие полосы, образованные нейронами одной ориентации. При несовпадении полосы были узкими и были образованы почти исключительно нейронами IV слоя коры, куда поступают афференты от наружного коленчатого тела [112]. Таким образом, нейроны IV слоя обладают ориентационной селективностью, которая определяется генетически и не зависит от зрительного опыта. Нейроны же более высоких слоев коры приобретают ориентационную избирательность под влиянием зрительной стимуляции, которая исчезает в критический период развития [110].

——«»——

Глава 2

ОБЩАЯ ТЕОРИЯ ОРГАНИЗАЦИИ СИСТЕМ ИЗ НЕЙРОПОДОБНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

В главе дается формализованное представление об информационных преобразованиях в нервных клетках, их отдельных участках и системах из множества нейронов. Рассмотрены нейроны разных типов. Описана формальная модель «концептуальной рефлекторной дуги», включающей в себя анализирующий и управляющий аппараты. Выходные нейроподобные элементы анализатора дают начало входным каналам управляющей части системы. Особенностью нейроподобных систем является совмещение процесса передачи информации по множеству параллельных каналов с процессом ее одновременной параллельной переработки. Рассмотрены модели основных механизмов и систем мозга.

2.1. Нейронные структуры и способы их описания

Рассмотрены основные типы нейронов, которые, по современным воззрениям, можно выделить в нервной системе. Выделены функционально значимые участки нейронов. Рассмотрены локальные дендритные и нейронные сети.

2.1.1. Редуцированный нейрон

Из механизмов работы реального нейрона нейробионика выделяет существенные с точки зрения построения эффективных информационных структур. Такой нейрон можно назвать редуцированным, так как он наделен лишь

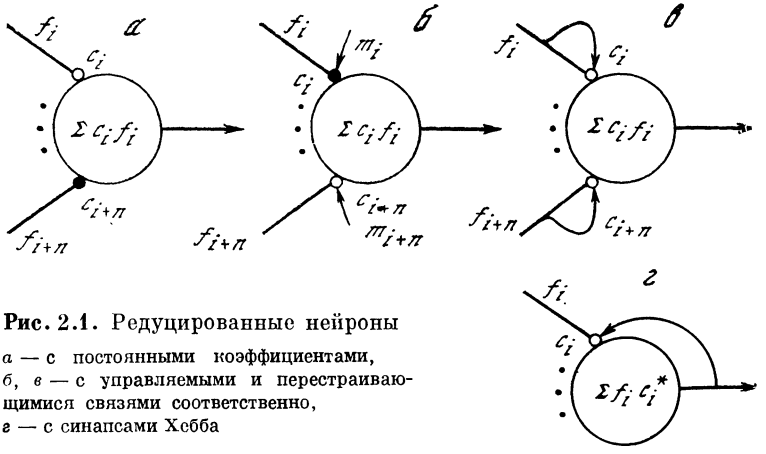


Рис. 2.1. Редуцированные нейроны

а — с постоянными коэффициентами, *б*, *в* — с управляемыми и перестраивающимися связями соответственно, *г* — с синапсами Хебба

частью присущих реальному нейрону свойств. В большинстве случаев редуцированный нейрон представляется в виде аналогового элемента — сумматора с коэффициентами входных каналов разного типа: 1 — постоянными коэффициентами, 2 — управляемыми, 3 — перестраивающимися в зависимости от входного по данному каналу сигнала, 4 — коэффициентами типа синапсов Хебба, меняющимися под влиянием выходного сигнала нейрона (рис. 2.1). По мере поступления на входы нейрона сигналов происходит его настройка на некоторый тип входных сигналов.

2.1.2. Нейроны — аналоговые преобразователи

В нервной системе обнаруживают нейроны, реакция которых на входные сигналы проявляется в градуальном изменении параметров выходного сигнала. Выходной сигнал может быть закодирован частотой генерации импульсов (спайков), длиной пачки импульсов или длительностью временного интервала, отделяющего появление выходного импульса от прихода входного сигнала.

Электрофизиологические и модельные исследования процессов в соме нейрона дают основание выделять две стадии информационного процесса в нейроне: 1) преобразование входных импульсных последовательностей F_i через синаптические контакты s_i в параметр p (краткое обозначение постсинаптического потенциала ПСП или поляризации сомы) и 2) преобразование параметра в последовательность выходных импульсов F нейрона [21, 24]. По экспериментальным данным вторая стадия, преобразования для ряда нейронов [42], имеет значительный участок, близкий к линейному. Это послужило основанием рассматривать в моделях зависимость $F(p)$ как линейную

$$F = kp, \tag{1}$$

где k — коэффициент пропорциональности. Однако, чтобы подчеркнуть неизбежность насыщения, характеристику $F(p)$ представляют с помощью «ограничивающей функции» L

$$F = L\{kp\}, \tag{2}$$

где $L\{kp\} = \begin{cases} 0, & kp \leqslant 0, \\ kp, & 0 < kp \leqslant 1, \\ 1, & kp \geqslant 1. \end{cases}$

Рассмотрим примеры, характеризующие первую стадию преобразования входных сигналов F_i ($1 \leqslant i \leqslant n$, где n — число входов) в параметр p; эта стадия по сути и определяет функцию нейрона.

Нейрон-сумматор. Согласно морфологическим исследованиям существуют нейроны разных типов, отличающиеся количеством синапсов на соме. Например, мотонейроны [45] и пирамидные нейроны [25] имеют большое количество синапсов на соме. Однако существуют нейроны, практически вообще лишенные дендритов (или имеющих короткие толстые отростки), у которых синаптические контакты располагаются только на соме [2].

Электрофизиологи отмечают способность нейрона к пространственной и временной суммации. Пространственная суммация понимается как свойство суммировать сигналы, приходящие по разным аксонам. Временная суммация подразумевает наличие инерционности, позволяющей складывать воздействия импульсов, приходящих по одному каналу (аксону). Рассмотрим два примера.

Суммация дискретных величин. Случай только пространственной суммации, когда по нескольким входам (синапсам) приходит залп одиночных импульсов. Число активированных входов может быть разным: от одного до n. Соответственно будет изменяться и суммарная деполяризация $p = \sum_1^n s_i$. При линейной зависимости $F(p)$ частота следования F выходных импульсов пропорциональна сумме возбужденных входов [1].

Суммация аналоговых величин. Случай смешанной пространственно-временной суммации, когда по многим (n) входам поступают импульсные последовательности. Каждую последовательность можно характеризовать частотой F_i следования импульсов, и тогда $p = \sum_i^n s_i F_i$ (подробно см. [21]).

Нейрон-умножитель. При анализе только временного взаимодействия возбуждений внутри клетки выделяется режим умножения числа входных импульсов на постоянный коэффициент. Если N и N_1 — числа импульсов на входе и выходе клетки, то

$$N = kN_1. \tag{5}$$

В случае непрерывной импульсации можно говорить о входной F_1 и выходной F_2 частотах следования импульсов, и тогда $F_2 = kF_1$.

Наблюдаемые электрофизиологами случаи $k < 1$, $k = 1$ и $k > 1$ можно объяснить различием соотношений между постоянными времени нарастания деполяризации, разрушения медиатора и рефрактерности, т. е. изменения порога после срабатывания [21, с. 23].

В ряде работ [21, 24] обсуждалась возможность перемножения нескольких входных частот F_1, F_2 и т. д., т. е. выходной сигнал есть $F = kF_1F_2$. Однако эта возможность остается гипотетичной.

Нейрон-реализатор функций непрерывной логики. Предполагается, что нейрон такого типа содержит дендриты, реализующие функции непрерывной логики.

[1] Заметим, что введение порога, нарушающего линейность зависимости F от p, может перевести подобный нейрон-преобразователь в разряд нейронов-детекторов.

Нейрон-преобразователь типа управляемой линии задержки. Предполагается, что нейрон этого типа содержит дендриты, являющиеся управляемой линией задержки. Функция такого нейрона состоит в том, чтобы изменять момент проявления выходного импульса в зависимости от фазовых соотношений в ансамбле импульсов, приходящем по входным волокнам. Можно представить, что задержка в появлении выходного импульса будет минимальной, если ансамбль входных сигналов создает наилучшие условия для проведения некоторого спайка через последовательность дендритных узлов или локальных расширений. Чем больше совокупность входных сигналов отличается от такого ансамбля, тем больше латентность ответа нейрона.

2.1.3. Нейроны — дискретные фильтры

Дискретным фильтром будем называть элемент, способный находиться в двух состояниях — сработал или не сработал, и реагирующий только на сигнал определенного вида.

Элементы совпадения. Выделение факта одновременного прихода нервных импульсов по двум волокнам является типичной функцией нервных элементов. Ряд физиологических [36, 64], морфологических [6, 98] и модельных [46] исследований дает основания выделить два вида элементов, которые могут быть использованы при решении этой задачи (самостоятельно или в составе нейронной структуры из многих таких элементов). Элемент первого вида срабатывает, если различие моментов прихода входных импульсов к соме не превышает Δt_0. Можно предложить три способа реализации такого элемента в нервной системе: входные сигналы могут приходить к соме по дендритам, дендритам и соматическим синапсам или только по соматическим синапсам.

Элемент второго вида выполняет функцию, «дополнительную» к функции элемента первого вида: срабатывает, если различие между моментами прихода входных импульсов к соме клетки $\geqslant \Delta t_0$, и не срабатывает, если меньше Δt_0.

2.1.4. Нейроны смешанного типа

Нетрудно представить возможность образования сложных, или «комплексных», нейронов в виде различных комби-

наций из элементов разных типов. Например, нейрон — детектор ансамбля сигналов, в котором кодовые посылки приходят по многим волокнам. Такой элемент содержит составные части, фиксирующие появление каждой отдельной кодовой посылки, а в целом он выделяет определенный ансамбль таких посылок. Этот случай является усложнением элемента второго типа. Возможно существование нейрона-преобразователя, который объединял бы как функции дискретного фильтра, так и функции преобразователя аналоговых величин; например, такой элемент мог бы действовать по принципу реализации условных операций или быть просто пороговым сумматором.

Относительно реализации сложного фильтра (или преобразователя) могут быть сомнения: выполняет ли соответствующие функции сложный нейрон с разветвленными дендритами или соединение нейронов. По мере расширения представлений об операциях в дендритах потенциальные возможности нейрона видятся все более сложными. При этом сложность нейрона предстает не только зависящей от возможности реализовать ту или иную функцию, но также и от целесообразности объединения многих операций в одном элементе, а это уже определяется требованиями структуры, в которую входит элемент.

Рассмотрение всевозможных комбинаций элементарных дендритных звеньев, которые могут определить функцию нейрона в целом, не входит в задачу работы. Поэтому здесь обсуждены лишь несколько примеров элементов, относительно которых можно предполагать, что они воплощены в виде нейрона. Упор сделан на попытки привести доводы физиологического характера, которые могли бы укрепить представления о возможности существования подобных нейронов.

Можно указать еще один вероятный тип нейрона — дискретного фильтра: детектор ансамблей сигналов, каждый из которых состоит из последовательности импульсов, характеризующейся аналоговым параметром — частотой следования импульсов. Предполагается, что сигналы существуют в течение времени, достаточного для определения частоты. В этом случае ансамбли различаются набором аналоговых величин.

2.1.5. Концептуальная рефлекторная дуга

Важной структурой, являющейся результатом объединения редуцированных нейронов, является концептуаль-

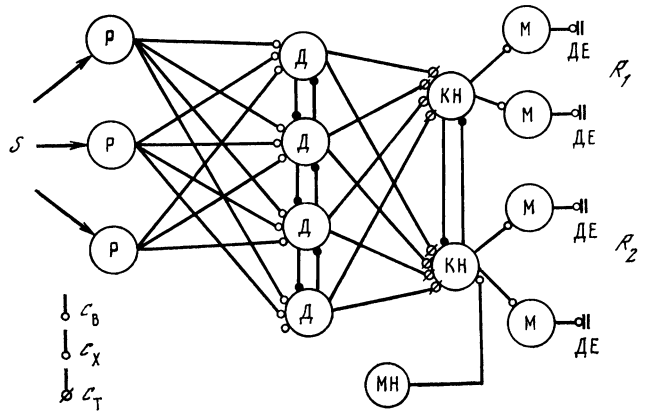


Рис. 2.2. Концептуальная рефлекторная дуга

S — стимул, Р — рецепторы, Д — детекторы, КН — командные нейроны, М — мотонейроны, ДЕ — двигательные единицы, МН — модулирующий нейрон, *R* — реакции, $c_в$ — возбуждающий синапс, $c_т$ — тормозной синапс, $c_х$ — синапс Хебба

ная рефлекторная дуга, ставящая в соответствие определенным сигналам определенные реакции. В основе нейронной организации концептуальной рефлекторной дуги лежит принцип кодирования номером канала, заключающийся в том, что определенным параметром сигнала на входе и определенным реакциям на выходе системы ставятся в соответствие специализированные нейроны. Кодирование сигнала номером канала означает, что при определенном входном сигнале на одном из специализированных нейронов достигается максимум возбуждения. При изменении сигнала этот максимум перемещается на другой специализированный нейрон. Вследствие определенной организации связей образуются специализированные нейроны, селективно настроенные на разные сигналы. Такие нейроны называются нейронами-детекторами или просто детекторами. Нейроны-детекторы образуют целые наборы или поверхности, на которых отображаются внешние сигналы (рис. 2.2).

Простейшей детекторной системой является набор детекторов, представляющих рецепторы кожной поверхности. Перемещение сигнала по кожной поверхности кодируется перемещением максимума возбуждения по множеству детекторов локальных положений стимула. Принцип отображения на множество детекторов был затем исполь-

зован и для сигналов, которые не могут непосредственно перемещаться по рецепторной поверхности. Так, анализ направления силы тяжести достигается формированием пространственно-поляризованных рецепторов.

Множество по-разному ориентированных волосков волосковых клеток органа равновесия — статоциста —образует рецептивную поверхность, по которой перемещается фокус возбуждения, когда животное передвигается в поле тяжести. Центральные нейроны-детекторы образуют поверхность, на которой отражается положение животного в поле силы тяжести.

Более сложный случай отображения сигнала на множество детекторов возникает тогда, когда рецепторы на входе обладают широкополосными характеристиками, перекрывающимися относительно детектируемого параметра сигнала. В этом случае множество селективных детекторов образуется в результате поляризации связей между рецепторами и детекторами, обеспечивающих определенную степень возбуждения того или иного детектора. Так, при определенной длине волны света меняется комбинация возбуждения трех типов колбочек. За счет разных коэффициентов связи рецепторов с детекторами максимум возбуждения возникает в селективном нейроне-детекторе цвета. Изменение длины волны света ведет к изменению комбинации возбуждений рецепторов и перемещению максимума возбуждения на другой детектор. Таким образом, общий принцип кодирования номером канала заключается в том, что множество внешних сигналов отображается на множество селективных детекторов, образующих в мозгу аналог рецептивной поверхности — квазирецептивную поверхность.

Принцип кодирования номером канала распространяется и на реакции. В этом случае единичное возбуждение нейрона через дерево связей с другими нейронами превращается в сложный аккорд движения — специфическую реакцию. Нейроны, при возбуждении которых запускается целая реакция или ее фрагмент, называют командными. Таким образом, набору командных нейронов соответствует набор реакций. При перемещении возбуждения по множеству командных нейронов возникает последовательность аккордов движений — последовательность фиксированных программ движений.

Селективное возбуждение соответствующего командного нейрона через мотонейроны и мышечные единицы уп-

равляет реакцией. Совокупность подключенных к командному нейрону детекторов образует рецептивное поле этого командного нейрона. Детекторы, эффективные в отношении возбуждения командного нейрона, образуют его эффективное рецептивное поле, совпадающее с рецептивным полем реакции, которую данный командный нейрон включает. Связи детекторов с командными нейронами могут быть стабильными и пластичными. В случае стабильных связей реакция возникает по принципу «ключ — замок»: ключом является внешний стимул, а замок — набор связей детекторов с командным нейроном, необходимым для запуска реакции.

Пластичные связи детекторов с командными нейронами зависят от реализуемой связи (синапсы Хебба) или перестраиваются под влиянием сигналов. В ходе обучения пластичные связи детекторов с командными нейронами обеспечивают подключение одних детекторов и отключение других от командного нейрона, что эквивалентно изменению структуры эффективного рецептивного поля реакции. В зависимости от состояния возбужденной среды организма значение разных реакций в разные моменты времени меняется. Иными словами, меняются приоритеты реакций, задаваемые специальными нейронами, оценивающими состояние внутренней среды организма. Такие нейроны не вызывают реакций командных нейронов, а только изменяют их возбудимость. Эти нейроны называются модулирующими.

Совокупность рецепторов, детекторов, командных нейронов, мотонейронов и эффекторов вместе с модулирующими нейронами образует концептуальную рефлекторную дугу (рис. 2.2). Система детекторов также построена по иерархическому принципу. Между рецепторами и селективными детекторами расположен промежуточный слой детекторов, согласующий их характеристики. Промежуточные детекторы можно назвать первичными, а селективные детекторы квазирецептивной поверхности — вторичными.

Иерархической может быть и система командных нейронов. Ближайшие к мотонейронам командные нейроны назовем вторичными, а командные нейроны верхнего уровня — первичными. Универсальным механизмом обострения селективности возбуждения является механизм латерального торможения, благодаря которому максимально возбужденный детектор оказывает тормозное воздей-

ствие на соседние с ним детекторы. Аналогичный механизм действует и между командными нейронами, представляющими разные реакции. Принятие решения — выбор реакции — осуществляется формированием максимума возбуждения на одном из командных нейронов вследствие определенных коэффициентов связей его с детекторами и вкладов модулирующих нейронов.

Прохождение сигнала в концептуальной рефлекторной дуге вызывает комбинацию возбуждений рецепторов, которая, проходя через связи с разными коэффициентами передачи, преобразуется в возбуждение первичных детекторов. Комбинация возбуждений первичных детекторов поступает через систему связей с разными коэффициентами к вторичным детекторам, формируя на одном из них максимум возбуждения. В результате латерального торможения селективность вторичных детекторов повышается. Все детекторы потенциально связаны со всеми командными нейронами, но в процессе обучения связи меняются: одни связи усиливаются, другие ослабевают. В результате каждый командный нейрон возбуждается только определенными детекторами. Приоритет реакции зависит от условий внутренней среды организма, которая через посредство модулирующих нейронов влияет на командные нейроны. Выбор реакции достигается образованием максимума возбуждения на одном из командных нейронов. За счет механизмов латерального торможения подавляются конкурирующие реакции на других командных нейронах. Возбужденный командный нейрон через систему связей с мотонейронами и моторными единицами реализует специфическую реакцию.

Прохождение сигналов в концептуальной рефлекторной дуге удобно описывать матрицами возбуждений и коэффициентов связей, благодаря чему достигается сжатое представление о реакциях в разных точках концептуальной рефлекторной дуги сразу для целого ряда сигналов. При функционировании концептуальной рефлекторной дуги каждый сигнал должен рассматриваться независимо от другого, но матричное описание позволяет дать общее представление о целой серии опытов, в каждом из которых действует один сигнал, позволяет рассчитать коэффициенты связей, а затем по известным коэффициентам связей и матрице возбуждения рассчитать неизвестное возбуждение.

I стадия. Сигнал S_i порождает в рецепторах век-

тор возбуждения $\mathbf{p}_i$, компонентами которого являются возбуждения p_{ij} отдельных рецепторов. В результате воздействия набора стимулов получается набор векторов возбуждения $\mathbf{p}_i$, образующих матрицу $\| p_{ij} \|$ возбуждений рецепторов по набору сигналов, где $i = 1, 2, \ldots, m$ — индекс сигнала; $j = 1, 2, \ldots, n$ — индекс рецептора.

II стадия. Преобразование в звене рецептор—первичный детектор. При действии стимула S_i возникающий в рецепторах вектор возбуждения $\mathbf{p}_i$ через связи B_{jk} с первичными детекторами создает новый вектор возбуждения $\mathbf{f}_i$ в первичных детекторах. При действии серии стимулов эти векторы образуют матрицу возбуждений $\| f_{ik} \|$, где $k=1, 2, \ldots, p$ — индекс первичного детектора.

Через систему связей B_{ik} вектор возбуждения рецепторов $\mathbf{p}_i$, созданный стимулом, генерирует вектор возбуждения $\mathbf{f}_i$ первичных детекторов. Обобщая по всем стимулам, получаем матрицу возбуждений первичных детекторов: $\| f_{ik} \| = \| p_{ij} \| \| B_{jk} \|$.

III стадия. Преобразование сигналов S_i в звене первичные детекторы — вторичные селективные детекторы.

Через систему связей $\| c_{kl} \|$ первичных детекторов с вторичными детекторами вектор возбуждения первичных детекторов $\mathbf{p}_i$, порожденный сигналом на входе S_i, генерирует вектор возбуждения $\mathbf{d}_{il}$ вторичных детекторов. Обобщая по всем стимулам S_i, получаем матрицу возбуждений вторичных детекторов: $\| d_{il} \| = \| f_{ik} \| \| c_{kl} \|$, где $i = 1, 2, \ldots, m$ — индекс стимула; $l = 1, 2, \ldots, p$ — индекс вторичного детектора.

Наличие латеральных связей приводит к преобразованию исходной матрицы $\| d_{il} \|$ возбуждений вторичных детекторов в итоговую матрицу возбуждений $\| d^*_{il} \|$.

IV стадия. Преобразование в звене, вторичные детекторы — командные нейроны. Основное значение имеет в этом преобразовании обучающаяся матрица $\| q_{lt} \|$ связей селективных нейронов-детекторов с командными нейронами, перестраивающаяся в процессе обучения в соответствии с принципом синапсов Хебба, переходя в матрицу обученного состояния $\| q^*_{lt} \|$.

Возбуждение командных нейронов определяется матрицей $\| k_{it} \| = \| d_{il} \| \| q_{lt} \|$, где $l = 1, 2, \ldots, u$ — индекс вторичного детектора; $t = 1, 2, \ldots, v$ — индекс командного нейрона; $i = 1, 2, \ldots, m$ — индекс стимула.

V стадия. Принятие решения, которое сводится к выбору максимально возбужденного нейрона с учетом

латерального торможения между командными нейронами. $\| k_{it}^{*} \|$ — матрица возбуждений командных нейронов, преобразованная латеральным торможением; $\| \hat{k}_{it} \|$ — матрица возбуждений командных нейронов после учета функций модулирующих нейронов; $\| \hat{k}_{it}^{*} \|$ — окончательная матрица возбуждений командных нейронов после операций модуляции и латерального торможения.

В звене принятия решения происходит переход от количественной меры возбуждения командных нейронов к реакции «все или ничего». В каждый данный момент реализуется возбуждение только одного командного нейрона. Поскольку в каждый данный момент времени вклад модулирующих нейронов и фактор обучения различны, то и возбуждение командного нейрона является случайной величиной ξ_{it}, где $i = 1, 2, \ldots, m$ — индекс стимула, $t = 1, 2, \ldots, x$ — индекс командного нейрона, $\| \xi_{it} \|$ — матрица случайных величин — тех возбуждений, которые возникают при действии стимулов.

Таким образом, при действии каждого стимула S_i выбор максимального возбуждения осуществляется из ряда случайных величин. Следовательно, переход от стимула S_i к реакции R_ω ($S_i \rightarrow R_\omega$) характеризуется вероятностью перехода. По всем стимулам имеем матрицу переходов или матрицу смешения стимул-реакции $\| r_{i\omega} \|$, где $i = 1, 2, \ldots, m$ — индекс стимула; $\omega = 1, 2, \ldots, z$ — индекс реакции; η_{it} — случайные влияния на командный нейрон $S_i \rightarrow R_\omega$ при $\max_r \| \xi_{it} \|$, $\xi_{it} = k_{it} \pm \eta_{it}$.

Если исключить все случайные влияния, а стимулы выбрать различными, то вероятность перехода $S_i \rightarrow R_\omega$ будет иметь значение 0 или 1. Тогда каждый стимул в наборе стимулов можно характеризовать вектором вероятностей реакций с компонентами, принимающими значения 0 и 1. Наличие случайных влияний в звене командных приводит к тому, что один и тот же сигнал может вызывать разные реакции с различной вероятностью.

VI стадия. Выработка управляющего вектора посредством связей командного нейрона с мотонейронами. Коэффициенты связей каждого командного нейрона с мотонейронами различны. При возбуждении командного нейрона возникает специфическая комбинация возбуждений мотонейронов, которая определяет поведенческую реакцию. Обобщая данные по всем стимулам в случае, когда стимул однозначно связан с определенным командным

нейроном, получаем матрицу $\| v_{is} \|$ возбуждений мотонейронов в виде $\| v_{is} \| = \| k^*_{it} \| \, \| u_{ts} \|$, где $i = 1, 2, \ldots$ $\ldots, m$ — индекс стимула; $s = 1, 2, \ldots, x$ — индекс мотонейрона; $\| u_{ts} \|$ — матрица связей командных нейронов с мотонейронами; $t = 1, 2, \ldots, y$ — индекс командного нейрона; $\| k^*_{it} \|$ — матрица возбуждений командных нейронов.

VII стадия. Генерация специфической поведенческой реакции. Определенная комбинация возбуждения мотонейронов приводит к специфической поведенческой реакции. При прохождении сигналов в концептуальной рефлекторной дуге решаются следующие задачи.

1. Определение матрицы возбуждений первичных детекторов $\| f_{ik} \|$ по известным матрице связей рецепторов с первичными детекторами $\| b_{ik} \|$ и матрице возбуждений рецепторов $\| p_{ij} \|$:

$$\| f_{ik} \| = \| p_{ij} \| \cdot \| b_{jk} \|.$$

2. Определение матрицы связей $\| b_{jk} \|$ по известным матрице возбуждений рецепторов $\| p_{ij} \|$ и матрице возбуждений первичных детекторов $\| f_{ik} \|$:

$$\| b_{jk} \| = \| P_{ij} \|^{-1} \| f_{ik} \|.$$

Решение возможно, если матрица $\| p_{ij} \|$ имеет обратную матрицу. Для существования обратной матрицы необходимо, чтобы исходная матрица была квадратной: число стимулов i должно быть равно числу рецепторов j. Правильность решения может быть проверена при помощи восстановления матрицы $\| f_{ik} \|$ по рассчитанной матрице $\| b_{jk} \|$ и матрице $\| p_{ij} \|$:

$$\| f_{ik} \| = \| p_{ij} \| \, \| b_{ik} \|.$$

3. Найти матрицу возбуждений на входе по матрице связей и матрице возбуждений на выходе. Задача не имеет однозначного решения, поскольку число неизвестных в j раз больше числа уравнений. Для нахождения матрицы возбуждений на выходе требуются дополнительные ограничения или условия.

2.1.6. Селективный (вторичный) детектор D_j

Детектор D_j представляет собой редуцированный нейрон аналогового типа, производящий суммирование попарных произведений возбуждений и коэффициентов

синаптической связи c_i:

$$D_j = f_1c_1 + f_2c_2 + \ldots + f_nc_n = \sum_{i=1}^{n} f_ic_i.$$

Отдельные возбуждения f_i поступают по аксонам от первичных детекторов.

Все множество возбуждений, поступающих от первичных детекторов по независимым каналам, образует вектор возбуждения $F = (f_1, f_2, \ldots, f_n)$, компонентами которого являются возбуждения в отдельных каналах f_i. Множество независимых синаптических контактов образует вектор связей $\mathbf{c} = (c_1, c_2, \ldots, c)$. Вклад данного канала в реакцию нейрона определяется произведением возбуждения на коэффициент связи. Эти произведения суммируются по всем входам. Итоговый эффект на нейрон-детекторе — скалярное произведение вектора возбуждений на вектор связей:

$$D_j = \sum_{i=1}^{n} f_i\mathbf{c}_i = (\mathbf{F}, \mathbf{C}) = |\mathbf{F}||\mathbf{C}|\cos \mathbf{F}\hat{,}\,\mathbf{c}.$$

В случае коллинеарности векторов косинус угла между ними равен единице и скалярное произведение достигает максимума.

Селективность детектора обусловлена специфичностью набора коэффициентов синаптических связей, что делает нейрон селективно настроенным на определенную комбинацию возбуждений первичных детекторов, а следовательно, и на тот сигнал, который эту комбинацию возбуждений порождает.

Отсюда следует важный вывод: сигналы, вызывающие одинаковые комбинации возбуждений и создающие максимум возбуждения на одном и том же детекторе, не различаются системой, даже если их физические характеристики существенно различны. Коэффициенты связей каждого селективного детектора с первичными детекторами постоянны. Внешний сигнал порождает разные комбинации возбуждений первичных детекторов — разные векторы возбуждений.

Рассмотрим вопрос, когда селективный детектор отвечает максимальным возбуждением. Этот вопрос имеет смысл лишь в том случае, когда векторы возбуждения имеют постоянный модуль. Что касается вектора связей, то он является стабильной характеристикой данного селективного детектора. При изменении сигналов и соот-

ветственно векторов связей ответ нейрона будет меняться и достигнет максимума тогда, когда вектор возбуждения будет коллинеарен вектору связей. В этом случае компоненты вектора связи и вектора возбуждений пропорциональны. Выражая компоненты вектора возбуждений через компоненты вектора связей, приходим к выводу, что компоненты селективного детектора удовлетворяют уравнению сферы, если его возбуждение максимально:

$D_j = \max$, если $\mathbf{F} \parallel \mathbf{c}$ при $|\mathbf{F}| = \text{const}$.

Тогда $f_i = hc_i$ (где h — константа), т. е. $c_i = f_i/h$, и

$$\max\{D_j\} = f_1 \frac{f_1}{h} + f_2 \frac{f_2}{h} + \ldots + f_n \frac{f_n}{h} =$$

$$= (f_1^2 + f_2^2 + \ldots + f_n^2) \frac{1}{h} = \frac{1}{h} \sum_{i=1}^{n} f_i^2.$$

2.1.7. Избирательная характеристика детектора

Каждый детектор характеризуется определенным набором коэффициентов связей. При изменении входного сигнала на детекторы поступают изменяющиеся композиции возбуждений. Каждый детектор будет выделять ту из них, которая соответствует его вектору связей. Таким образом, детектор обладает избирательной характеристикой, выделяя тот сигнал, который порождает на его входах определенные соотношения возбуждений. Простейшим будет детектор с двумя входами, каждый из которых определяется значением коэффициента связи. В зависимости от этих коэффициентов связи детектор будет настроен на определенный входной сигнал, а именно тот, который создает на его входах возбуждения, пропорциональные коэффициентам связей. На рис. 2.3 представлен профиль возбуждения, вызванный вектором возбуждения $\mathbf{F}$ на детекторах с разными векторами $\mathbf{c}$. Здесь по оси абсцисс отложен угол ориентации вектора $\mathbf{c}_j$, по оси ординат — скалярное произведение $g = (\mathbf{F}, \mathbf{c})$. Отдельный детектор будет обладать избирательной характеристикой, которую можно рассчитать, положив фиксированными компоненты вектора связи $\mathbf{c}$ и изменяя соотношение компонентов вектора возбуждения $\mathbf{F}$. Если значения компонентов $\mathbf{F}$ для каждого значения сигнала на входе известны, то избирательная характеристика g детектора может быть представлена в

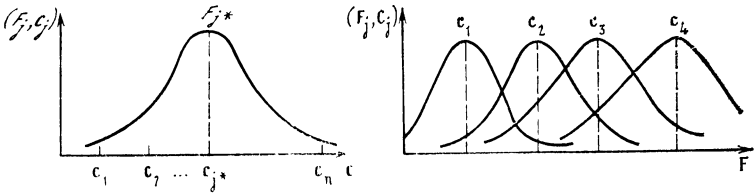


Рис. 2.3. Профиль возбуждения, вызванный вектором возбуждения **F** на детекторах с разными векторами $\mathbf{c}_j$

Рис. 2.4. Селективные характеристики детекторов с разными векторами связей **c** как функции вектора возбуждения **F** (по оси абсцисс) — ориентация **c** — угол поворота α, по оси ординат — скалярное произведение (**F**, **c**))

виде скалярного произведения **c** на **F** : $g = (\mathbf{cF})$. Это произведение достигает максимума тогда, когда **F** коллинеарен вектору **c**. При этом компоненты **F** пропорциональны компонентам **c**. Тогда одни компоненты можно выразить через другие. Отсюда следует, что сумма квадратов компонентов **F** при достижении максимума есть некоторая константа. Если принять, что другие детекторы также отвечают максимумом реакции при другом значении **F** и что коэффициенты пропорциональности для данной популяции детекторов одинаковые, то максимумы ответов детекторов удовлетворяют уравнению сферы. Следовательно, каждый детектор, реакция которого достигает максимума при определенном значении компонентов, можно представить точкой на поверхности n-мерной сферы, ее размерность определяется числом независимых входов детектора.

2.1.8. Набор селективных детекторов (рис. 2. 4)

Все детекторы набора обладают векторами связей $\mathbf{c}_i$, их модуль $|c_i| = c_0$. Изменение общего внешнего сигнала приводит к изменению компонентов **F**. Максимум возбуждения g перемещается по набору детекторов, отображая изменение сигнала. Латеральное торможение между детекторами выполняет функцию нормирования возбуждения. Вследствие этого признаки сигнала выделяются детекторами независимо от интенсивности сигнала. Каждому значению определенного свойства сигнала соответствует свой максимум на одном из детекторов набора. Таким образом, внешний сигнал перекодируется в место

положения максимума возбуждения на наборе детекторов. Это и есть кодирование номером канала: функцию канала здесь выполняют отдельные детекторы набора. Такой код можно назвать позиционным в том смысле, что внешний сигнал перекодируется в место максимального возбуждения на наборе детекторов. Величина сигнала в отдельном канале пропорциональна вкладу данного значения признака, а временная структура сигнала — динамике изменения данного признака во времени. Замечательным свойством такого кодирования сигналов является простота представления их в памяти в виде определенных структур из нейронов-детекторов.

2.1.9. Профиль возбуждения набора детекторов

При определении избирательной характеристики детектора его коэффициенты связи были фиксированы. Изменялся вектор возбуждения **F**, поступающий на его входы, и для каждого значения сигнала S_k порождаемый этим сигналом вектор возбуждения $\mathbf{F}_k$ скалярно умножался на вектор связи $\mathbf{c}_k$ данного детектора. Полученные скалярные произведения g_k, рассматриваемые как функция входного сигнала, давали представление о селективной характеристике одного детектора. Учитывая существование целого набора детекторов с разными векторами связи, надо иметь в виду, что при действии одного сигнала порождаемый им вектор возбуждения **F** распространяется параллельно сразу по всем векторам связи $\mathbf{c}_k$ детекторов данного набора. Для каждого детектора выполняется скалярное умножение **F** на **c**. При этом каждый детектор характеризуется определенным уровнем возбуждения $y_k = (\mathbf{F}, \mathbf{c}_k)$. В наборе детекторов возникает определенный профиль возбуждения, зависящий от значений коэффициентов связи каждого детектора. На детекторе D_k, $\mathbf{c}_k$ которого коллинеарен поступившему **F**, образуется максимальное возбуждение. В других детекторах уровень возбуждения будем тем меньше, чем больше угол между **F** и **c** данного детектора. Профиль возбуждения на наборе детекторов можно представить графиком зависимости возбуждения от номера детекторов. Поскольку каждый детектор можно характеризовать вектором **c**, то по оси абсцисс можно отложить угол между $\mathbf{c}_0$ одного детектора, принятого за начало отсчета, и всеми другими

$\mathbf{c}_k$. Профиль возбуждения можно представить в полярных координатах. В этом случае угол между выбранным в качестве начала отсчета $\mathbf{c}_0$ и другими $\mathbf{c}_k$ является аргументом, а функцией — $g_k = (\mathbf{c}\kappa, \mathbf{F})$. По форме профиль возбуждения в наборе детекторов совпадает с избирательной характеристикой одного детектора.

2.1.10. Квазирецептивная поверхность

Максимальное возбуждение D_k достигается тогда, когда $\mathbf{c}_k$ коллинеарен $\mathbf{F}$. Это означает, что точки достижения максимумов детекторами расположены на n-мерной сфере, размерность которой определяется количеством входов на детекторе. Таким образом, набор детекторов образует поверхность сферы. В простейшем случае, когда детектор имеет два входа, элементы набора детекторов расположены на окружности. Когда детектор имеет три входа, то все детекторы лежат на поверхности сферы в трехмерном пространстве. В общем случае — это гиперсфера в n-мерном пространстве. Поверхность, образованная детекторами, сходна с рецептивной поверхностью в том, что при изменении входного сигнала максимум возбуждения перемещается по поверхности сферы подобно тому, как перемещается возбуждение при движении стимула по рецептивной поверхности. Поверхность, образованную множеством детекторов, можно назвать квазирецептивной поверхностью. При изменении внешнего сигнала S максимум возбуждения $g_{\max}$, переходя с детектора на детектор, перемещается по квазирецептивной поверхности, отображая изменения внешнего сигнала.

Когда действует сигнал, возникает вектор возбуждения $\mathbf{F}$, который действует сразу на все $\mathbf{c}_k$ детекторы. Распределение этих возбуждений по всей квазирецептивной поверхности образует рельеф возбуждения данной популяции детекторов. При разных сигналах максимумы этих рельефов возбуждения локализуются в разных областях квазирецептивной поверхности. Чем больше различие между сигналами, тем больше различие между векторами возбуждения и тем дальше разнесены вершины рельефа на квазирецептивной поверхности, образованной детекторами. Два сигнала S_1 и S_2 не будут различаться, если порожденные ими векторы возбуждений $\mathbf{F}_1$ и $\mathbf{F}_2$ коллинеарны. В этом случае рельефы возбуждений на квазирецеп-

тивной поверхности совпадают даже при разной интенсивности в силу того, что латеральное торможение между детекторами произведет операцию нормировки.

2.1.11. Первичные и вторичные детекторы

Компоненты **F** удовлетворяют уравнению сферы. Отсюда следует, что отдельные компоненты **F** пропорциональны косинусам направляющих углов. Это значит, что характеристики компонент **F** должны быть косинусоидами. Если рецепторы не обладают такими характеристиками, то их нужно согласовать с характеристиками детекторов. Для этого между рецепторами и селективными детекторами должны быть включены специальные согласующие элементы, известные под названием первичных детекторов. Первичные детекторы формируют такую комбинацию из возбуждений рецепторов, которая является косинусоидной. В простейшем случае, когда детекторы имеют только два входа, поступающие на его вход возбуждения соответствуют синусу и косинусу направляющих угла. Первичные детекторы могут быть организованы из разного числа рецепторов. В частном случае однотипные рецепторы могут образовать определенную конфигурацию на рецептивной поверхности так, что первичный детектор будет возбуждаться только при определенной конфигурации сигнала на рецепторной поверхности. Сигнал первичных детекторов в этом случае отражает степень соответствия внешнего сигнала конфигурации, образованной рецепторами. Из сигналов первичных детекторов строятся вторичные селективные детекторы, настроенные на определенные градации выделяемой конфигурации. Селективные вторичные детекторы сами могут быть организованы определенным образом и конвергировать на первичных детекторах нового слоя обработки информации. При этом слой вторичных детекторов этого нового уровня обработки информации выделяет градации нового свойства сигнала.

2.1.12. Сферическая модель различения сигналов (рис. 2.5)

Селективный детектор, производя скалярное умножение вектора возбуждения **F** первичных детекторов на вектор связи $\mathbf{c}_k$ данного вторичного детектора с первичными детекторами, действующими на его входы, отвечает мак-

симальным возбуждением на тот сигнал, который порождает вектор возбуждения **F**, коллинеарный вектору связи. Если два сигнала порождают одинаковые векторы возбуждения, то они создают максимум на одном и том же детекторе и не различаются. Чем больше различие между $\mathbf{F}_i$ и $\mathbf{F}_k$, порождаемыми двумя сигналами S_j и S_k, тем больше сигналы различаются системой детекторов. Все множество детекторов, отвечающих максимумам возбуждения при разных входных сигналах расположено на поверхности сферы. Перцептивное различие в данной системе кодирования между двумя сигналами равно кратчайшему расстоянию между теми детекторами, на которых эти сигналы создают максимумы возбуждений. Это различие измеряется углом ψ_{jk} между векторами возбуждения $\mathbf{F}_j$ и $\mathbf{F}_k$, порожденными этими сигналами. Другим способом измерения различия между стимулами может служить профиль или рельеф возбуждения, создаваемый данным F_k на популяции детекторов. Профиль возбуждения или рельеф возбуждения можно представить вектором возбуждения g популяции детекторов.

Различие между двумя сигналами измеряется углом между векторами, представляющими возбуждения на популяции детекторов для соответствующих стимулов. Поскольку угол между векторами возбуждения первичных детекторов равен углу между профилями возбуждения вторичных детекторов, представленных в качестве векторов, то оба эти измерения различий между стимулами совпадают. Принцип кодирования номером канала предполагает, что физические различия между сигналами, являясь источниками различий в воспринимающей системе, не совпадают с перцептивными различиями. При этом, если сигналы не различаются физически, то они и не различаются перцептивной системой. Однако часть сигналов, обладая разными физическими характеристиками, не различается перцептивной системой в силу ограничений, связанных с числом каналов первичных детекторов и числом вторичных детекторов.

2.1.13. Перцептивное расстояние и перцептивный порог

Различие между сигналами в перцептивной системе бионического анализатора измеряется углом между векторами возбуждения, порожденными сигналами в первичных

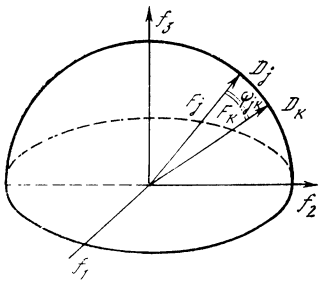


Рис. 2.5. Сферическая модель отображения сигналов

$f_1 - f_3$ — оси ортогональной системы координат;
$\mathbf{F}_j$, $\mathbf{F}_k$ — векторы возбуждения;
$\mathcal{D}_j$, $\mathcal{D}_k$ — максимально возбужденные детекторы при $\mathbf{F}_j$ и $\mathbf{F}_k$;
ψ_{jk} — различие между сигналами S_k и S_j, порождающими $\mathbf{F}_k$ и $\mathbf{F}_j$

детекторах (рис. 2.5). Однако возникновения векторов в первичных детекторах необходимо, но недостаточно для различения сигналов. Для того чтобы сигналы можно было различать, векторы возбуждения должны воздействовать на систему вторичных детекторов. Точность различения будет зависеть от числа вторичных детекторов. Чем больше число вторичных детекторов, тем возможности различения выше. Кроме того, различение сигналов зависит от равномерности заполнения вторичными детекторами перцептивного пространства. Если вторичные детекторы равномерно распределены по сфере, то различение сигналов в разных точках перцептивного пространства будет одинаково. Перцептивным порогом $\Delta\psi_{ij+1}$ между двумя стимулами будет угол, на который отстоят детекторы на поверхности сферы. Перцептивное расстояние, выраженное в угловой мере, равно сумме порогов или числу детекторов, лежащих между сравниваемыми сигналами.

При одинаковой плотности детекторов перцептивный порог, выраженный в угловой мере, является константой. Это постоянство перцептивного порога имеет место только в том случае, когда сигналы представлены не физическими различиями, а различиями, вызываемыми стимулами в первичных детекторах. Однако от перцептивного порога как константы, представленной в угловой мере и измеряющей расстояния между соседними детекторами при условии их равномерной плотности, можно перейти к порогу, выраженному в физических единицах стимула. Такой порог не будет константой, а будет изменяться с изменением физической характеристики стимула. Для того чтобы от константного перцептивного порога сферической модели перейти к порогу, выраженному в физических единицах, нужно для каждого уровня

физической характеристики стимула находить тот прирост данного физического параметра, который необходим, чтобы вектор возбуждения повернулся на угол, равный перцептивному порогу. Перцептивный порог, выраженный в физических единицах, является разным для разных значений физического параметра, характеризующего стимул. По известным компонентам векторов возбуждения и плотности распределения детекторов можно найти субъективное расстояние в единицах порога.

2.1.14. Переход от матрицы перцептивных расстояний к координатам перцептивного пространства

Если известны возбуждения первичных детекторов данных сигналов S_p и S_q, вызываемые ими компоненты векторов возбуждения $\mathbf{F}_p$ и $\mathbf{F}_q$, то можно рассчитать перцептивное расстояние между S_p и S_q как угол ψ_{pq} между соответствующими векторами возбуждения. Точность различения будет определяться плотностью распределения детекторов. Чем выше плотность, тем выше точность различения сигналов.

В ряде случаев исходные значения векторов возбуждения неизвестны. Их нужно найти по результатам различения сигналов исследуемой перцептивной системы. Первым шагом в этом анализе является получение матрицы перцептивных различий. Для этого необходимо в той или иной форме получить информацию о степени попарного различения сигналов. В простейшем случае эти различия между стимулами могут быть измерены непосредственно. В других случаях имеются данные лишь о вероятностях смещения сигналов при их сопоставлении с определенной системой реакций. В матрице смешения имеются данные о том, в каком числе случаев данный сигнал зачисляется в одну из возможных категорий ответа. Тогда каждый сигнал можно представить вектором реакций, где компонентами вектора являются вероятности отнесения сигнала к каждой из категорий. Тогда различие между сигналами можно измерить расстояниями между концами векторов, представляющих эти сигналы. Таким образом, от матрицы смешения сигналов можно перейти к матрице перцептивных различий между сигналами. Далее от матрицы перцептивных различий можно перейти к координатам перцептивного пространства. Нужно найти такие значения возбуждений первичных детекторов,

которые бы давали всю совокупность расстояний между сигналами. Такой выбор координат можно осуществить процедурой многомерного шкалирования. Минимальное число координат, позволяющее восстановить все рецептивные расстояния, определяет размерность перцептивного пространства. Выбрав в опыте сигналы, упорядоченные по определенному физическому параметру, можно найти значения векторов возбуждения для этого параметра сигнала и построить характеристики компонент векторов возбуждения в качестве функций этого параметра.

2.1.15. Смешение сигналов в анализаторе

При одновременном действии на анализатор двух стимулов S_p и S_q общий эффект $\mathbf{F}$ их действия определяется результатом векторов возбуждения $\mathbf{F}_p$ и $\mathbf{F}_q$. Этот эффект объясняется следующим образом. В каждом первичном детекторе D_k возбуждения возникают независимо. Стимулы S_p и S_q вызывают компоненты векторов возбуждения $\mathbf{F}_p$ и $\mathbf{F}_q$, которые независимо складываются в каждом первичном детекторе. В результате на уровне первичных детекторов возникает новый вектор возбуждения $\mathbf{F}_\Sigma = \mathbf{F}_p + \mathbf{F}_q$. Действуя на популяцию вторичных детекторов, $\mathbf{F}_\Sigma$ создает максимум возбуждения на детекторе D^{2*}, вектор связи $\mathbf{c}^{2*}$ которого коллинеарен $\mathbf{F}_\Sigma$. Кодирование сигнала будет зависеть от того, на каком вторичном детекторе возникнет этот максимум возбуждения. Только в том случае, когда оба стимула равны и $\mathbf{F}_p = \mathbf{F}_q$, F_Σ не изменит соотношения компонент. В этом случае $\mathbf{F}_\Sigma$ будет коллинеарен каждому из складывающихся векторов возбуждения. Поэтому при сложении двух одинаковых сигналов новый вектор возбуждения создаст максимум на том же самом вторичном детекторе, на котором создавал максимум возбуждения каждый из складываемых векторов возбуждения. Если $\mathbf{F}_p \neq \mathbf{F}_q$, то $\mathbf{F}_\Sigma = \mathbf{F}_p + \mathbf{F}_q$ займет положение между двумя складываемыми векторами. Другими словами, максимум возбуждения на наборе вторичных детекторов будет лежать между максимумами, образованными каждым из стимулов в отдельности. Поэтому стимул, полученный при сложении двух стимулов, будет восприниматься как промежуточный между исходными сигналами. Если стимулы вызывают векторы возбуждения, компоненты которых равны, но противоположны по зна-

ку, то происходит эффект «аннигиляции»: сумма двух стимулов вообще не будет восприниматься, так как возбуждения в первичных детекторах взаимно уничтожат друг друга. Таким образом, векторная интерпретация возбуждений позволяет сформулировать общий закон смешения.

Смешение относится и к последовательно действующим стимулам. Возбуждение, которое вызывает один стимул, не исчезает сразу, а некоторое время сохраняется. При этом каждый компонент вектора возбуждения сохраняется независимо. Поэтому следовое возбуждение также можно представить в векторной форме. При действии второго стимула S_q вслед за первым S_p следовой вектор возбуждения складывается с последующим вектором возбуждения. Поэтому эффект действия двух последовательно действующих стимулов определяется итоговым вектором возбуждения. Этот итоговый вектор возбуждения зависит от скорости угасания возбуждений и интервала между стимулами. В предельном случае, когда интервал между стимулами равен нулю, рецепция сложного сигнала определяется сложением векторов. Когда интервал между стимулами больше времени стирания следа, каждый стимул воспринимается независимо. В промежутке два стимула создают один вектор возбуждения, складывающийся из следов первого и вклада второго вектора возбуждения. Нужно учитывать интенсивность сигнала, которая определяет абсолютную величину компонент вектора возбуждения. Чем сильнее второй стимул, тем больше его вклад в общее восприятие. При значительной разнице возбуждений двух стимулов возникает эффект маскировки, когда второй стимул маскирует первый, определяя основной вклад в тот вектор возбуждения, который при этом возникает. Как и при действии двух стимулов одновременно, при последовательном применении сигналов может возникнуть «аннигиляция», если компоненты следового вектора возбуждения равны, но противоположны по знаку компонентам второго вектора возбуждения. Говоря о сложении векторов возбуждения на уровне первичных детекторов, образующих ортогональную систему координат с независимыми компонентами в виде независимых каналов, следует иметь в виду, что восприятие сигнала происходит во вторичных детекторах и определяется тем, на каком вторичном детекторе возникает максимум возбуждения под влиянием суммарного вектора возбуждения первичных детекторов.

2.1.16. Описание анализатора матричными уравнениями

В целях упрощения примем, что в анализаторе характеристики первичных детекторов совпадают с характеристиками рецепторов. Это позволяет рассмотреть случай, когда стимул действует непосредственно на первичные детекторы. В ответ на стимул в первичных детекторах возникает вектор возбуждения **F**, который скалярно умножается на вектор связи $\mathbf{C}_k^2$ каждого вторичного детектора. При опробовании целой серии сигналов S_i возникнет набор векторов возбуждений F_i первичных детекторов, которые образуют матрицу возбуждений первичных детекторов $\| f_{ij} \|$. Строки матрицы соответствуют разным сигналам, а столбцы — различным компонентам векторов возбуждений. Таким образом, общий итог независимого действия сигналов S_i на первичные детекторы образует матрицу возбуждений первичных детекторов. При умножении матрицы возбуждений $\| f_{ij} \|$ первичных детекторов на матрицу связей $\| c_{ijk} \|$ между первичными и вторичными детекторами, где строки образованы разными компонентами первичных детекторов, а столбцы — вторичными детекторами, получаем матрицу возбуждений вторичных детекторов $\| q_{ik} \| = \| f_{ij} \| \, c_{jk} \|$. Такой подход к описанию работы анализатора позволяет определить коэффициенты связи между первичными и вторичными детекторами по данным эксперимента на уровне первичных и вторичных детекторов. Кроме того, по матрице $\| d_{ik} \|$ и матрице $\| c_{jk} \|$ можно найти матрицу $\| q_{ik} \|$ ответов вторичных детекторов, а по матрице связей $\| c_{ik} \|$ и матрице $\| d_{ik} \|$ восстановить матрицу $\| f_{ij} \|$ возбуждений первичных детекторов: $\| f_{ij} \| = \| d_{ik} \| \, \| c_{ik} \|^{-1}$. Матричное представление анализатора позволяет моделировать работу анализатора на ЭВМ. Так, по матрице возбуждений первичных детекторов можно найти матрицу перцептивных расстояний между стимулами, если принять, что перцептивное расстояние между стимулами измеряется углом между векторами возбуждения, возникающими в первичных детекторах. Наоборот, от матрицы перцептивных расстояний можно перейти к матрице возбуждений, введя реперные стимулы.

2.1.17. Латеральное торможение между вторичными детекторами

Латеральное торможение между вторичными детекторами выражается в том, что каждый вторичный детектор тормозит все другие детекторы тем сильнее, чем больше он сам возбужден и чем ближе расположен тормозимый детектор [46]. При этом сам на себя детектор тормозного действия не оказывает. Понятие латерального торможения пришло из нейрофизиологии глаза мечехвоста, в котором расстояния между фасетками прямо измеряются геометрическими расстояниями между ними на сетчатке. Перенося это понятие на вторичные детекторы, уточним понятие расстояния между детекторами. Таким расстоянием может быть дуга, разделяющая взаимодействующие детекторы. Коэффициент торможения тогда можно представить величиной, обратной расстоянию между детекторами. Тогда ответ детектора равен его возбуждению без латеральных связей, уменьшенному на сумму произведений торможения каждого соседнего детектора на коэффициент торможения между соседом и данным детектором. Эти отношения можно представить в векторной форме: результирующий ответ данного детектора D_j^* после латерального торможения равен его исходному возбуждению D_j, уменьшенному на скалярное произведение дополняющего вектора возбуждений всех соседних детекторов $\mathbf{D}_g$ на дополняющий вектор связей $\mathbf{k}$: $D_j^* = D_j - (\mathbf{k}, \mathbf{D}_g)$. Дополняющий вектор возбуждения имеет своими компонентами все возбуждения, кроме данного детектора, а дополняющий вектор связи — все связи, кроме связи на самого себя.

Латеральное торможение является частным случаем латерального взаимодействия, когда коэффициенты связей, направленных на соседние по отношению к рассматриваемому нейрону, имеют отрицательный знак, т. е. являются тормозными. Пусть имеется нейронная сеть L_1, на вход которой поступает вектор $\mathbf{F}$. Матрица связей $\hat{C} = \| c_{ij} \|$ сети, приводящая к преобразованию $\mathbf{g} = \hat{C}\mathbf{F}$, имеет вид

$$\hat{C} = \begin{Vmatrix} c_{11} & c_{12} & \dots & c_{1n} \\ c_{21} & c_{22} & \dots & c_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ c_{n1} & c_{n2} & \dots & c_{nn} \end{Vmatrix},$$

где $c_{ii} > 0$, $c_{ij} < 0$ $(i \neq j)$.

В случае отсутствия латерального торможения $g_в = \hat{c}_в\mathbf{F}$, где $\hat{c}_в$ — матрица возбуждающих связей; $\mathbf{g}_в$ — вектор возбуждения выходных сигналов.

При наличии латерального торможения $g^* = g_в - g_т = \hat{C}_в\mathbf{F} - \hat{C}_т\mathbf{F} = (\hat{C}_в - \hat{C}_т)\,\mathbf{F}$, где $g_т$ — вектор торможения, $\hat{C}_т$ — матрица торможения, а $\hat{C}_в - \hat{C}_т = \hat{C}$ — матрица тормозных и возбуждающих связей.

Величина возбуждения отдельного i-го нейрона $g_i = \sum_{j=1}^{n} c_{ij}F_j$ или $g_i^* = (\mathbf{c}_i, \mathbf{F})$, где $\mathbf{c}_i$ — вектор связей, компонентами которого являются коэффициенты i-й строки матрицы связей $\hat{C}$, так как $\mathbf{c}_i = \mathbf{c}_{iв} - \mathbf{c}_{iт}$, то $g_i^* = ((\mathbf{c}_{iв} - \mathbf{c}_{iт}), \mathbf{F}) = (\mathbf{c}_{iв}, \mathbf{F}) - (\mathbf{c}_{iт}, \mathbf{F}) = g_{iв} - g_{iт}$. Итак, $g_i^* = g_{iв} - g_{iт}$. Величина возбуждения нейронов, имеющих различные пороги h_i, описываемые вектором порогов $\mathbf{h}$, определяется выражением $\mathbf{g}^* = \mathbf{g}_в - g_т - \mathbf{h} = \mathbf{g}_в - (g_т + \mathbf{h})$, $g_i^* = g_{iв} - g_{iт} - h_i$, $g_i^* = ((\mathbf{c}_{iв} - \mathbf{c}_{iт} - \mathbf{h}), \mathbf{F}) = (\mathbf{c}_{iв}, \mathbf{F}) - (\mathbf{c}_{iт} + \mathbf{h}, \mathbf{F})$. Таким образом, вектор порогов формально эквивалентен вектору торможения.

Латеральное торможение обеспечивает обострение как характеристик отдельных детекторов, так и профилей возбуждения на наборе детекторов. Величина тормозного взаимодействия между вторичными детекторами тем больше, чем ближе они расположены на сферической поверхности по отношению друг к другу. Латеральное торможение, повышая различительную способность набора детекторов, не изменяет положения максимума возбуждения на наборе детекторов и не нарушает поэтому восприятия сигнала.

Наличие латерального торможения обеспечивает усиление сигнала при последовательном предъявлении сигналов. Это достигается тем, что торможение запаздывает во времени по сравнению с возбуждением. Поэтому за раздражителем следует тормозной шлейф. Торможение действует прежде всего на сигналы, которые отличаются от действовавшего ранее. Такой эффект латерального торможения равнозначен подчеркиванию действующего сигнала. За пределами времени, в течение которого сохраняется латеральное торможение, эффект не проявляется. Следует учитывать своеобразие действия латерального торможения в системе детекторов, где действует вектор

возбуждения первичных детекторов, от латерального торможения, где реакции элементов независимы, как это имеет место на сетчатке мечехвоста. Своеобразие заключается в том, что в детекторах два сигнала смешиваются на уровне первичных детекторов и поступают к детекторам селективного типа уже в виде одного суммарного вектора возбуждения. На сетчатке мечехвоста два независимых стимула разной пространственной конфигурации могут быть предъявлены одновременно.

Латеральное торможение в глазе мечехвоста определяется по формуле

$$F_p^* = F_p - \sum_{j=1}^{n} c_{p,j}(F_j - h_{p,j}),$$

где F_p^* — ответ с учетом латерального торможения; F_p — ответ без учета латерального торможения; $c_{p,j}$ — тормозной коэффициент связи между элементами p и j; $h_{p,j}$ — пары торможения между элементами p и j. Аналогичные соотношения справедливы для детекторов:

$$D_j^* = D_j - \sum_{i=1}^{n} c_{ij} D_i^*, \qquad j \neq i,$$

где D_j^* и D_i^* — ответ детектора с учетом торможения,

$$\frac{1}{c_{ij}} = \arccos \frac{(\mathbf{c}_j, \mathbf{c}_i)}{|\mathbf{c}_j||\mathbf{c}_i|},$$

D_j — ответ детектора без учета торможения.

2.1.18. Адаптация первичных детекторов

При длительном действии раздражителя в звене первичных детекторов развивается адаптация: чувствительность детекторов становится тем меньше, чем больше их возбуждение. В результате сильно возбужденный детектор становится низкочувствительным, а слабо возбужденный детектор начинает вносить больший вклад в реакцию. Таким образом, компоненты вектора возбуждения в результате адаптации меняются в разной степени. Это приводит к тому, что направление вектора меняется: он поворачивается в направлении положения, при котором компоненты вектора равны друг другу. В случае когда стимул вызывает в первичных детекторах равные возбуждения,

чувствительность обоих детекторов меняется одинаково и результирующий вектор возбуждения по-прежнему имеет равные компоненты возбуждения. Адаптация в этом случае не ведет к изменению направления вектора возбуждения. Следует вспомнить, что направление вектора возбуждения определяет то, на каком вторичном детекторе будет достигнут максимум возбуждения. В свою очередь номер возбужденного вторичного детектора определяет то, как сигнал воспринимается. Поэтому под влиянием адаптации первичных детекторов восприятие сигнала меняется: он становится более похожим на вектор возбуждения с равными компонентами. Сигнал, имеющий равные по величине компоненты f_i вектора возбуждения **F**, при развитии адаптации не меняется: его восприятие остается неизменным, так как положение максимума возбуждения на наборе вторичных детекторов не меняется. Количественно эффект адаптации можно оценить, вычитая из исходной величины **F** возбуждения то, которое было подавлено адаптацией. Чем сильнее адаптация, тем больше изменение исходного возбуждения. Степень адаптации можно формально задать коэффициентом адаптации γ. В общем виде новые значения компонентов f_i нового вектора возбуждения **F*** находятся посредством умножения оператора адаптации $\hat{A}$ на исходный вектор возбуждения **F**: $\mathbf{F}^* = \hat{A}\mathbf{F}$, где $\hat{A}$ — диагональная матрица, $a_{ij} = 1 - \gamma f_i$, соответственно для компонентов вектора возбуждения после адаптации $f_i^* = f_i\,(1 - \gamma f_i)$.

В матричном представлении адаптация первичных детекторов имеет вид $f_{ij} = \| a_{ij}\delta_{ij} \| \, \| f_{ij} \|$, где $\| f_{ij} \|$ и $\| f_{ij}^* \|$ — матрицы возбуждений первичных детекторов до и после адаптации на набор стимулов, i — индекс стимула, $\| a_{ij}\delta_{ij} \|$ — диагональная матрица — оператор адаптации, δ — символ Кронекера, $a_{ij} = 1 - \gamma f_{ij}$.

2.1.19. Эффект нормализации: стабильные и нестабильные точки

В результате адаптации первичных детекторов к действующему стимулу уровень возбуждения в каждом детекторе снижается тем сильнее, чем выше его возбуждение. Под влиянием адаптации компоненты исходного вектора возбуждения **F** меняются. При этом сильное возбуждение ослабевает больше, чем слабое. Различное изменение ком-

понентов F приводит к тому, что он поворачивается в сторону положения, при котором его компоненты становятся равными. Этот эффект носит название «нормализации». При изменении компонентов F максимум возбуждения на наборе вторичных детекторов также изменится. Он перейдет с детектора, коэффициенты связи которого были пропорциональны возбуждениям до адаптации, на детектор, связи которого пропорциональны новым компонентам F после адаптации. Таким образом, внешний сигнал будет восприниматься по-другому, нормализация, вызванная адаптацией, сопряжена с иллюзией изменения сигнала. Эта иллюзия имеет место у человека и животных. Она будет присуща и технической сенсорной системе, построенной на принципе кодирования сигнала номером канала. Сигнал, который вызывает вектор возбуждения с равными компонентами, при адаптации не меняется: вызываемый им вектор возбуждения при адаптации сохраняет начальное равенство возбуждений. Поэтому вектор возбуждения не изменяет своего положения. Максимум возбуждения на наборе вторичных детекторов остается на том же самом элементе и восприятие сигнала не меняется. Вектор возбуждения с равными компонентами является стабильным. Если под влиянием каких-то факторов вектор возбуждения изменится, то адаптация будет действовать в направлении перевода его в это устойчивое состояние.

Если сигнал вызывает вектор возбуждения с компонетами, равными единице и нулю, то при адаптации такой вектор также не будет изменять своего положения. Однако этот вектор возбуждения будет неустойчив. Если под влиянием каких-либо факторов его нулевая компонента перестанет быть равной нулю, то процесс адаптации будет все сильнее поворачивать вектор от исходного положения. Если стимул, вызывающий вектор возбуждения с равными компонентами, будет представлять стабильную точку, то сигналы, вызывающие векторы возбуждения с компонентами, равными нулю и единице, будут представлять нестабильные точки.

Эффект адаптации можно наглядно представить профилем возбуждения на наборе вторичных детекторов. До начала адаптации вектор возбуждения F, действуя на веер векторов связей с вторичными детекторами, образует профиль возбуждения с максимумом на детекторе, вектор связи которого коллинеарен вектору возбуждения. Если в ходе адаптации вектор возбуждения изменяется,

то новый **F**, действуя на тот же набор детекторов, создает новый профиль возбуждения с максимумом возбуждения на другом вторичном детекторе. Изменение профиля возбуждения вторичных детекторов можно представить в полярных координатах как изменение диаграммы направленности. Откладывая на направлении вектора связи с данного вторичного детектора в наборе скалярное произведение вектора возбуждения на вектор связи (**F**, **c**), находим изменение направленности системы вторичных детекторов, которое отражает изменение восприятия сигнала под влиянием адаптации.

2.1.20. Эффект последействия: последовательный контраст

Эффект нормализации характеризует модификацию восприятия сигнала, который сам создает адаптацию. Эффект последействия характеризует влияние адаптирующего стимула на следующий за ним тест-стимул. Рассмотрим сначала сигналы, которые генерируют вектор возбуждения **F** с равными компонентами $F_1 = F_2$. В результате адаптации оба компонента вектора изменятся одинаково, поэтому направление **F** не изменится, максимум возбуждения останется на том же самом вторичном детекторе и восприятие стимула под влиянием адаптации не изменится. Любой другой сигнал, следующий за адаптирующим стимулом, создаст вектор возбуждения, компоненты которого будут изменены пропорционально достигнутому при адаптации уровню чувствительности вторичных детекторов. В рассматриваемом случае, когда компоненты **F** адаптирующего стимула были равны, **F** не изменит своего положения и максимум возбуждения останется на том же вторичном детекторе, который был бы возбужден и при отсутствии адаптации. Восприятие сигнала после адаптации к стимулу, порождающему **F** с равными компонентами, не изменится. Если $F_1 \neq F_2$, то при адаптации они изменятся в разной степени, что приведет к изменению восприятия этого адаптирующего сигнала. Если за адаптирующим стимулом следует тест-стимул, то адаптация вызовет компоненты вектора возбуждения, измененные пропорционально изменению чувствительности каждого из первичных детекторов. В результате компоненты вектора возбуждения тест-стимула изменятся в разной степени, и вектор возбуждения займет иное положение. Максимум

возбуждения на наборе вторичных детекторов также изменит свое место, и сигнал будет воспринят иначе. Этот эффект последействия является последовательным контрастом в данной системе признака, выделяемого набором детекторов. Вектор возбуждения, создаваемого тестовым стимулом, будет поворачиваться в направлении от вектора возбуждения, соответствующего адаптирующему стимулу.

Эффект адаптации в форме нормализации и последовательного контраста может быть использован для расшифровки того, какие именно векторы возбуждения генерируют разные сигналы. Тот стимул, для которого эффект нормализации и эффект последействия отсутствуют, имеет равные компоненты вектора возбуждения. Те стимулы, которые дают максимальный эффект последействия даже тогда, когда эффект нормализации не обнаруживается, образуют ортогональную систему координат. Все другие сигналы генерируют векторы возбуждения, занимающие промежуточные значения. Исследование эффектов адаптации позволяет упорядочить расположение стимулов на квазирецептивной поверхности, выделив стимулы, представляющие ортогональную систему координат. Стимулы, компоненты вектора возбуждения которых равны, расположены между ними на равном расстоянии. Таким образом, объединяя изучение субъективных различий с выделением сигналов на основе свойств адаптации, можно не только выяснить размерность и координаты перцептивного пространства, но и задать фиксированную систему координат.

Формальное описание последовательного контраста основано на матричных преобразованиях с использованием диагональной матрицы адаптации $\hat{A}$, компоненты которой равны $1 - \gamma f_i$, где f_i — компонент вектора $\mathbf{F}_i$, вызванного адаптирующим стимулом S_i. Вектор возбуждения $\mathbf{F}_j^*$, появляющийся вследствие последовательного контраста, будет равен $\hat{A}\mathbf{F}_j$ компоненты этого вектора $f_j^* = (1 - \gamma f_i) f_j$.

2.1.21. Возрастание различительной чувствительности под влиянием адаптации первичных детекторов

Различительной чувствительностью локального анализатора называется величина, обратная разностному порогу. Разностный порог сферической модели восприятия сигналов характеризуется углом, разделяющим соседние детекторы. Величина порога на сфере определяется плотностью распределения детекторов и в процессе адаптации не меняется. В зависимости от адаптирующего стимула в процессе адаптации меняется чувствительность первичных детекторов. При действии мало отличающегося от адаптирующего тест-стимула вектор возбуждения поворачивается на угол, характеризующий разностную чувствительность анализатора. Чувствительность максимальна на углах в 0° и 90°. Скорость приращения вектора возбуждения (получаемая дифференцированием вектора возбуждения, подвергнутого действию оператора адаптации) характеризует дифференциальную чувствительность. Максимум дифференциальной чувствительности приходится на 0° и 90°, а минимум — на 45°.

2.1.22. Латеральное торможение одноименных первичных детекторов разных локальных анализаторов: одновременный контраст

Выше был рассмотрен локальный анализатор, первичные и вторичные детекторы которого представляют один участок рецептивной поверхности. Такие локальные анализаторы могут перекрывать всю рецептивную поверхность. В этом случае уже нельзя ограничиваться исследованием только отдельных локальных анализаторов, поскольку одноименные первичные детекторы локальных анализаторов связаны между собой латеральным торможением, величина которого обратно пропорциональна расстоянию между рецептивной поверхностью и локальным анализатором.

Под влиянием латерального торможения одноименных детекторов векторы возбуждения в каждом из локальных анализаторов меняются. Эти изменения тем больше, чем больше различие векторов возбуждения. Если на два локальных анализатора действуют два одинаковых сигнала, то направление каждого вектора возбуждения под

влиянием латерального торможения не меняется и восприятие стимула остается без изменения. В том случае, когда на два локальных анализатора действуют два разных сигнала, вызывающих различные векторы возбуждения, латеральное торможение одноименных первичных детекторов приводит к изменению соотношений компонентов возбуждения. Векторы возбуждения меняют свое направление, в результате чего стимулы, действующие на локальные анализаторы, воспринимаются иначе. Обобщая, можно сказать, что векторы возбуждений каждого локального анализатора расходятся, угол между ними увеличивается, а это значит, что субъективное различие между стимулами увеличивается. Это увеличение субъективного расстояния между стимулами тем больше, чем больше исходное различие между векторами возбуждения и чем ближе друг к другу локальные анализаторы.

Таким образом, в результате латерального торможения между одноименными первичными детекторами двух локальных анализаторов субъективное различие между стимулами увеличивается. Это явление известно в физиологии как одновременный контраст.

Обычно имеется целое поле локальных анализаторов, одноименные первичные детекторы которых связаны латеральным торможением. Такое поле обладает свойством подавления помехи в виде общего для всего множества анализаторов воздействия. Сигнал же, попадающий на локальный анализатор, не подавляется. В этом случае помеха, действуя на все анализаторы, подвергается сильному латеральному торможению в данном локальном анализаторе. Что касается сигнала, то он, действуя только на локальный анализатор, слабо подавляется помехой. В результате в локальном анализаторе доля полезного сигнала возрастает. Чем больше сходство векторов возбуждения в локальных анализаторах, тем сильнее эффект торможения. Если сигналы, действующие на тест-поле и индуцирующее поле, одинаковы, то индуцирующее поле в той или иной степени маскирует сигнал, представленный в тест-поле. Маскирующий эффект отсутствует, если векторы возбуждения ортогональны. Усиление одного стимула другим возникает тогда, когда векторы в тест-поле и индуцирующем поле противоположны. Чем больше один вектор другого по модулю, тем больше различие векторов возбуждения, изменившихся под влиянием лате-

рального торможения. Поскольку латеральное торможение действует некоторое время после исчезновения возбуждений, образующих векторы возбуждения, последующий стимул подвергается действию этого следового эффекта торможения. В зависимости от следового эффекта векторы возбуждения, вызванные действием последующего стимула, трансформируются. Так, если под действием стимула вызвано возбуждение в индуцирующем поле, то торможение, возникшее под его влиянием в тест-поле, ослабит действие такого стимула в области тест-поля. При значительной силе торможения и слабом входном сигнале возбуждение в тест-поле может быть полностью подавлено.

Таким образом, на основе механизма латерального торможения могут быть объяснены явления одновременной и последовательной маскировки.

2.1.23. Модифицирующий вектор

Если вектор возбуждения, генерируемый детекторами одного анализатора, используется для изменения коэффициентов связей другого анализатора, то он называется модифицирующим вектором. Модифицирующие векторы могут генерироваться как первичными, так и вторичными детекторами. Число компонентов вектора возбуждения определяется числом детекторов. Компоненты модифицирующего вектора могут приобретать значения от нуля до единицы. В том случае, когда компоненты вектора приобретают только два значения: «нуль» и «единица», модифицирующий вектор выполняет переключательную функцию.

2.1.24. Инвариантный детектор

Ранее рассматривался детектор, связи которого были фиксированными, а поэтому сам детектор был селективно настроен на определенное значение параметра внешнего сигнала. Кроме того, следует рассмотреть детекторы, связи которых с первичными детекторами или предшествующими селективными детекторами изменяются под влиянием сигналов, поступающих от других детекторов.

Рассмотрим вторичный селективный детектор, связанный с первичными детекторами. Коэффициенты этих свя-

зей исходно все равны единице. Но коэффициент связи изменяется (умножается) на возбуждение, управляющее этой связью. Когда на вектор связи данного детектора действует модифицирующий вектор, коэффициенты связи приобретают значения, равные соответствующим компонентам вектора возбуждения. Коэффициенты связи остаются модифицированными только до тех пор, пока на них действует модифицирующий вектор. Отключение модифицирующего вектора эквивалентно его обращению в нуль. Поэтому все связи детектора становятся равными нулю и детектор отключается. Появление нового модифицирующего вектора устанавливает значения коэффициентов связи равными или пропорциональными компонентам вектора возбуждения.

Детектор с вектором связи, изменяемым модифицирующим вектором, может быть селективно настроен на любой внешний сигнал в пределах детектируемого параметра. Для этого нужно, чтобы модифицирующий вектор соответствующим образом изменил вектор связи. Набор детекторов, генерирующих модифицирующий вектор, который управляет коэффициентами связей, назовем дополнительным набором детекторов.

Если внешний сигнал, генерирующий вектор возбуждения, меняется одновременно с изменением вектора возбуждения на дополнительном наборе детекторов, то детектор с переменными связями все время автоматически сохраняет максимум возбуждения и становится инвариантным детектором. Таким образом, инвариантный детектор может быть селективно настроен на любой стимул в пределах детектируемого параметра. Это достигается подачей модифицирующего вектора, который не дает вклада в основное возбуждение, а только изменяет вектор связей. Инвариантный детектор обеспечивает автоматический учет параллельного изменения сигналов в двух анализаторах. В результате этого на наборе инвариантных детекторов отображается инвариантное соотношение этих двух сигналов. Построение инвариантного отображения приводит к возможности возникновения иллюзий. Так, если основной сигнал остается постоянным, а меняется только модифицирующий вектор, то в наборе инвариантных детекторов максимум возбуждения будет перемещаться с одного детектора на другой, создавая иллюзию перемещения сигнала. Если вектор возбуждения основного набора детекторов меняется, а модифицирующий вектор не

меняется, то максимум возбуждения перемещается по набору инвариантных детекторов, адекватно отображая изменение основного сигнала. Если вектор возбуждения основного набора детекторов изменяется вместе с модифицирующим вектором, то максимум возбуждения остается на одном инвариантном детекторе, адекватно отражая то свойство объекта, которое связано с соотношением сигналов двух анализаторов. Аналогичные рассуждения справедливы для двух наборов вторичных детекторов. Разница лишь в том, что компонентами модифицирующего вектора являются здесь возбуждения вторичных детекторов дополнительного набора, а вектор связи образован связями вторичных детекторов с инвариантными детекторами.

Важным типом модифицирующего вектора является вектор, все компоненты которого равны нулю, кроме одного, равного единице. Такой модифицирующий вектор является переключательным, он подключает к инвариантному детектору только один вторичный детектор, устанавливая все коэффициенты связей равными нулю, кроме одного, равного единице.

2.1.25. Инвариантный экран

Система детекторов с модифицируемыми коэффициентами связей представляет собой набор инвариантных детекторов. В простейшем случае такой набор представляется одномерным массивом. В более сложных случаях детекторы могут образовать двумерный массив, образующий инвариантный экран.

Так как на инвариантном экране производится константное отображение сигнала, его называют константным экраном. Двумерный массив детекторов, с которых информация поступает на константный экран, представляет собой так называемый аконстантный экран, формирующий матрицу возбуждений. Каждый элемент аконстантного экрана связан со всеми инвариантными детекторами единичной матрицей связей. Эта матрица может изменяться под влиянием модифицирующей матрицы. В частном случае, когда все элементы модифицирующей матрицы равны нулю, кроме одного, равного единице, матрица является переключающей, она выбирает связь данного элемента аконстантного экрана с одним из элементов инвариантного экрана. Аналогичным образом происходит подключение всех других элементов аконстантного экра-

на. Соответствие между элементами аконстантного и константного экранов устанавливается при помощи набора модифицирующих или переключающих матриц. При постоянстве возбуждения на аконстантном экране изменение модифицирующих матриц перемещает изображение по константному экрану, создавая иллюзию движения. При соответствующем изменении матриц возбуждения и связи изображение, перемещающееся по аконстантному экрану, остается неизменным на инвариантном (константном) экране.

2.1.26. Командный нейрон

Принцип кодирования номером нейрона относится как к сенсорным, так и к исполнительным функциям. Если набор восходящих связей делает детектор селективным в отношении определенного сигнала, то набор нисходящих связей превращает единичное возбуждение нейрона в вектор возбуждения, который порождает специфическую реакцию. Командный нейрон — это нейрон, возбуждение которого необходимо и достаточно, чтобы запустить целостную реакцию или фрагмент целостной реакции. Командные нейроны можно разделить на первичные, запускающие целостную реакцию, и вторичные, реализующие отдельные фрагменты этой реакции. Вторичные командные нейроны подключены к элементам, выполняющим функции мотонейронов. Единичный вектор возбуждения первичного командного нейрона умножается на вектор связи с вторичными командными нейронами, порождая новый вектор возбуждения с компонентами, равными возбуждению вторичных командных нейронов. Компоненты этого вектора поступают на аналоги мотонейронов и порождают новый вектор возбуждения, являющийся управляющим вектором. Совокупность реакций исполнительных элементов образует специфическую реакцию, определяющую элемент поведения.

Вектор возбуждения, генерируемый командным нейроном, будем называть управляющим. К командному нейрону подключены детекторы. Связи между детекторами и командными нейронами могут быть жесткими и не меняться в ходе опыта или же быть пластичными, изменяться в процессе обучения. К командному нейрону может быть жестко подключено ограниченное число детекторов. В этом случае командный нейрон функциони-

рует по принципу «ключ-замок», определяя селективность реакции. К командному нейрону может быть присоединено пластическими связями множество детекторов, в результате чего реакция, запускаемая командным нейроном, может быть вызвана широким классом сигналов. В результате изменения коэффициентов связи между детекторами и данным командным нейроном командный нейрон может трансформироваться в селективный приемник сигналов, управляющий реакцией. Реакция командного нейрона определяется скалярным произведением вектора возбуждений детекторов предыдущего уровня на вектор связей этого уровня с командным нейроном. Управляющий вектор возбуждения, генерируемый первичными командными нейронами, равен произведению скалярной величины его возбуждения на вектор связей с вторичными командными нейронами.

Каждый вторичный командный нейрон также генерирует управляющий вектор, равный произведению скалярной величины его возбуждения на вектор связей с аналогами мотонейронов. Общий управляющий вектор на уровне аналогов мотонейронов равен сумме управляющих векторов, порожденных каждым вторичным командным нейроном.

Управление разными реакциями достигается набором командных нейронов, каждый из которых генерирует специфическую реакцию. При помощи латерального торможения между командными нейронами осуществляется выбор одной реакции из множества.

2.1.27. Управляющий вектор

Управляющий вектор формируется последовательным усложнением в каждом слое командных нейронов. Возбуждение первичного командного нейрона передается по множеству каналов, формируя состав управляющего вектора за счет соответствующей системы связей его с командными нейронами следующего уровня (вторичными командными нейронами). У некоторых командных нейронов эти каналы являются пластичными. Отдельные ветви командного нейрона могут включаться или отключаться, определяя управляющий вектор. Кроме того, могут изменяться коэффициенты связей между первичными и вторичными командными нейронами, изменяя компоненты управляющего вектора. Аналогичные процессы имеют

место в звене вторичный детектор — аналог мотонейрона, а также в звене мотонейрон — эффектор. Пластичность в звене детектор — командный нейрон изменяет настройку на сигнал, не меняя структуру реакции. Пластичность выходов командного мотонейрона и связей между первичным и вторичными командными нейронами изменяет реакцию, не затрагивая ее селективности в отношении вызывающего сигнала.

2.1.28. Поле командных нейронов

Управление различными реакциями происходит при помощи поля командных нейронов, каждый из которых запускает определенную реакцию. Нейроны связаны между собой сильным латеральным торможением при высоком пороге генерации сигнала. Это позволяет в каждый данный момент обеспечивать единственность реакции. Сложную реакцию можно «набирать» на поле командных

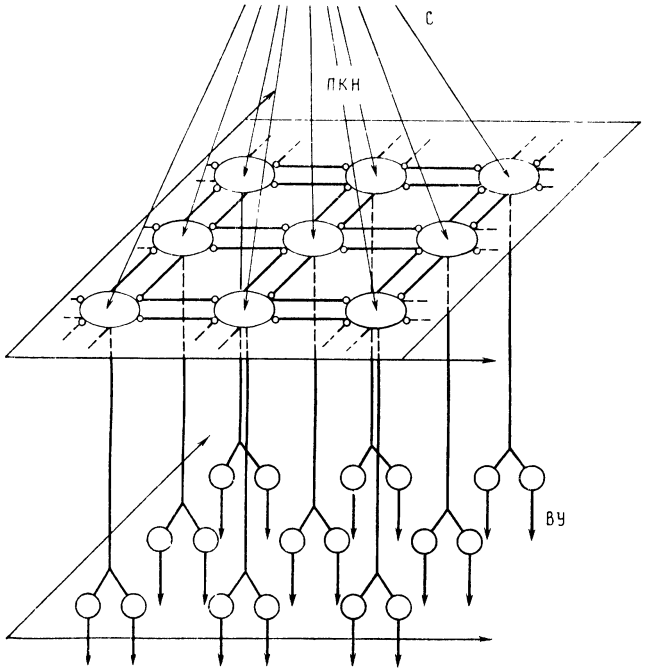


Рис. 2.6. Поле командных нейронов

нейронов, перемещая максимум возбуждения с нейрона на нейрон. Управление командными нейронами можно осуществить на основе запомненной информации — некоторого «мнемического вектора», все компоненты которого равны нулю, кроме одного. Последовательность управляющих «мнемических» векторов позволяет генерировать сложную последовательность движений на основе механизмов памяти (рис. 2.6).

2.1.29. Перераспределение приоритетов реакций

Коэффициенты связей детекторов с командными нейронами и состояние командных нейронов определяют реакцию на стимул. Состояние нейрона можно характеризовать порогом, уровнем стационарного возбуждения и состоянием внутреннего генератора. Состояние внутреннего генератора пейсмекерных колебаний определяет длительную реакцию командного нейрона на краткосрочное внешнее воздействие. При одном и том же внешнем воздействии будет включен командный нейрон, внутренний генератор которого готов к работе. Изменяя состояние внутренних генераторов командных нейронов, можно перераспределять приоритеты реакций. Управление состоянием командных нейронов достигается работой особого класса модулирующих нейронов. Модулирующие нейроны, не вызывая внешних реакций, изменяют состояние командных нейронов, управляя готовностью внутренних генераторов. Модулирующие нейроны можно разделить на генерализованные и локальные. Генерализованные модулирующие нейроны поднимают уровень готовности всех командных нейронов. Тем самым все реакции потенциально могут быть вызваны более слабыми стимулами. Локальные модулирующие нейроны повышают реактивность одних и понижают реактивность других командных нейронов, осуществляя перераспределение приоритетов запускаемых этими командными нейронами реакций. Модулирующий вектор, генерируемый локальным модулирующим нейроном, равен произведению скалярной величины его возбуждения на вектор связей модулирующего нейрона с командными нейронами. В результате действия модулирующего вектора уровень реактивности одних командных нейронов повышается, других снижается, третьих остается без изменений.

2.1.30. Стимул-зависимое обучение

Пластичные связи детекторов с командным нейроном могут изменяться под влиянием проходящих через эти связи сигналов. Изменение связей, зависящее только от подаваемого сигнала, будем называть стимул-зависимым обучением. Внешний сигнал генерирует на множестве вторичных детекторов вектор возбуждения. Коэффициенты исходных связей детекторов с командными нейронами могут быть большими, и тогда стимул-зависимое обучение приводит к уменьшению части коэффициентов связей, что приводит к селективному в отношении стимула привыканию. Если исходные связи слабые (коэффициенты маленькие), то в результате воздействия стимула часть связей возрастает (коэффициенты увеличиваются), что приводит к эффекту фасилитации.

Рассмотрим эффект привыкания. Исходный вектор связи детекторов с командными нейронами при действии стимула умножается на оператор стимул-зависимого обучения. Этот оператор представляется диагональной матрицей, элементы которой представляют собой разности единичного возбуждения и возбуждения данного компонента вектора возбуждения, умноженного на коэффициент обучения. Оператор стимул-зависимого обучения по форме сходен с оператором адаптации, но относится к вектору связи, тогда как оператор адаптации относится к вектору возбуждения. В результате действия оператора стимул зависимого обучения коэффициенты связей уменьшаются тем больше, чем больше было проходящее через эти связи возбуждение. При каждом последующем воздействии стимула происходит умножение вектора связей на оператор обучения. При разных сигналах операторы обучения определяются каждый раз вектором возбуждения вторичных детекторов. В случае слабых связей оператор стимул-зависимого обучения состоит из произведений коэффициента обучения на соответствующий компонент вектора возбуждения. В результате многократного воздействия стимула коэффициенты связей меняются в зависимости от значений компонентов вектора возбуждения. В случае привыкания вектор связей становится ортогональным вектору возбуждения. Ответ командного нейрона, равный скалярному произведению вектора возбуждения на вектор связи, становится равным нулю. Если сигнал изменяется, то новый вектор возбуждения не орто-

гонален вектору связи, и ответ командного нейрона возрастает, демонстрируя селективность этой формы стимул-зависимого обучения.

При фасилитации вектор связи становится коллинеарным вектору возбуждения. Реакция командного нейрона на повторяющийся стимул достигает максимума. Если подается новый сигнал, то вектор возбуждения перестает быть коллинеарным сформулированному вектору связи и реакция командного нейрона уменьшается, обнаруживая селективность фасилитации в отношении стимула. Особенностью стимул-зависимого привыкания является то, что оно не связано с эффектами, следующими за реакциями. Все изменения определяются входным сигналом.

Если опыт прерывается, то сформировавшиеся связи возвращаются к исходному состоянию, что описывается умножением вектора связи на оператор рассогласования, элементы которого характеризуются коэффициентом восстановления. Под действием оператора восстановления привыкание и фасилитация постепенно исчезают.

2.1.31. Эффект-зависимое обучение

Эффект-зависимое обучение характеризуется тем, что связи между детекторами и командным нейроном изменяются под влиянием последующего за реакцией эффекта. В простейшем случае на командном нейроне выделяется устойчивый вход, под влиянием которого изменяются коэффициенты связей только тех детекторов, которые были задействованы непосредственно перед приходом сигнала по устойчивому входу. Эффект-зависимое обучение — это модель классического условного рефлекса, оно имеет место в каждом командном нейроне независимо от характера распределения возбуждений по входам. Следовательно, эффект-зависимое обучение распределено по всему множеству командных нейронов, получающих из внешней среды оценку реакции и сигнал. Изменение вектора связей данного командного нейрона определяется тем, какой вектор возбуждения получил подкрепление по устойчивому входу.

Таким образом, формально эффект-зависимое обучение можно свести к стимул-зависимому, умножая на оператор обучения исходный вектор связей только тогда, когда за этим вектором возбуждения следует возбуждение, поступающее по устойчивому подкрепляющему входу. Следует

различать два типа подкрепления: положительное и отрицательное. При положительном подкреплении оператор обучения увеличивает коэффициенты связей, при отрицательном — уменьшает: это аналогично ситуации, которая возникает при привыкании и фасилитации. Только теперь при разном подкреплении используются разные операторы обучения. Стимул, подкрепляемый положительно, увеличивает коэффициенты связей, стимул, подкрепляемый отрицательно, уменьшает коэффициенты связей. В результате положительно подкрепляемый сигнал селективно вызывает реакцию командного нейрона, а отрицательно подкрепляемый уменьшает коэффициенты.

В интервалах между подкреплениями исходные значения связей восстанавливаются, что моделируется умножением вектора связей на операторы восстановления. Для восстановления усиленных и ослабленных связей используются разные операторы восстановления. Кроме стимул-зависимого и эффект-зависимого обучения, управление связями между детекторами и командными нейронами может быть осуществлено посредством трансформирующего вектора, который подключает к командному нейрону определенные детекторы. Таким образом, к командному нейрону можно подключать разные входы. Генерирующие векторы нейроны не вызывают реакций, они только «переучивают» командный нейрон. Это переучивание, однако, не требует повторений, а осуществляется сразу без проб и ошибок. Трансформирующий вектор изменяет коэффициенты связей на время, пока не поступит другой трансформирующий вектор.

2.1.32. Матричное представление процесса обучения

Обобщенное представление процесса обучения на набор стимулов дается матричными уравнениями. Матрица-строка определяет вектор возбуждения, генерируемый вторичными детекторами. В реальных условиях каждый отдельный стимул генерирует отдельный вектор возбуждения. Каждый командный нейрон характеризуется вектором связей, а весь набор детекторов характеризуется матрицей связей.

Матрица связей изменяется под влиянием поданных сигналов путем умножения на обучающий оператор-матрицу, элементы которой составлены из разностей или сумм единицы и произведения коэффициента обучения на

компонент вектора возбуждения. При уменьшении связей используется разность, при увеличении — сумма. В результате формируется новая матрица связей. При действии следующего набора стимулов полученная ранее матрица связей вновь умножается на оператор обучения в результате чего возникает следующая новая матрица связей. В отличие от стимул-зависимого обучения при эффект-зависимом матрица связей меняется, если за сигналом следует подкрепление. При этом направление изменения связей зависит от знака подкрепления. Таким образом, в ответ на одни сигналы связи возрастают, а на другие — убывают. Восстановление связей моделируется умножением на оператор восстановления, который используется при отсутствии сигналов и подкрепления.

2.1.33. Принятие решения

Формально принятие решения можно моделировать возбуждением одного командного нейрона из их набора. Выбирается нейрон, на котором достигается порог возбуждения и одновременно — максимум реакции. Достижение порога возбуждения — необходимое, но недостаточное условие. Из множества достигших порога возбуждения командных нейронов выбирается максимально возбужденный. Выделение такого нейрона осуществляется латеральным торможением. Степень возбуждения каждого нейрона определяется стимул-зависимым и эффект-зависимым обучением, влиянием трансформирующего и вкладом поступающего от модулирующего нейрона модулирующего вектора. В период работы командного нейрона остальные командные нейроны находятся в заторможенном состоянии за счет латерального торможения.

2.1.34. Выделение скорости и направления изменения сигнала

После того как внешний сигнал представлен набором детекторов, селективно выделяющих значения определенного параметра этого сигнала, становится возможным позиционное кодирование (номером возбужденного канала) скорости изменения этого параметра. Первый этап — формирование градуальных первичных детекторов. Один первичный детектор отвечает возрастанием реакции

с ростом скорости изменения, другой реагирует ослаблением реакции при увеличении скорости изменения.

Из градуальных нейронов скорости изменения данного параметра формируются вторичные детекторы, каждый из которых селективно настроен на определенное значение скорости изменения данного параметра. Организация сети первичных детекторов скорости изменения основана на использовании параллельного торможения, подаваемого с фиксированной задержкой, и определенного интервала суммации. Градуальный нейрон с малой задержкой и большим интервалом суммации имеет возрастающую с увеличением скорости реакцию. Градуальный нейрон с большой задержкой торможения, но малым интервалом суммации отвечает ослаблением реакции при увеличении скорости изменения параметра. Таким образом, вторичные детекторы скорости изменения селективно настроены на разные скорости. Аналогичным образом в следующих двух слоях можно получить селективные детекторы, настроенные на разные ускорения изменения детектируемого параметра. Детекторы направления изменения сигнала образованы за счет анизотропного латерального торможения на входе. Благодаря такому торможению ответ элементов имеет место только при определенном направлении изменения сигнала. В случае, когда детекторы образуют двумерное пространство, детекторы направления движения строятся из двух первичных детекторов, градуально реагирующих на изменения сигнала по каждой из координат. Вторичные селективные детекторы настроены на определенное направление изменений.

Наконец, комбинация градуальных нейронов направления изменений и градуальных нейронов скорости дает сферическую модель детектирования скорости — направления. Каждый вторичный детектор настроен на определенную комбинацию: направление (азимут) и скорость (вертикальный угол). При изменении направления и скорости максимум возбуждения перемещается по сфере с одного вторичного детектора на другой. Следует более подробно остановиться на том, как формируются первичные детекторы из их двумерного множества. Чтобы позиционно представить сигнал направления, сначала формируется массив первичных детекторов, реагирующих на направление движения, а затем массив вторичных детекторов, селективных в отношении направления движения. Скорость движения выделяется другим набором первичных детекторов.

2.2. Информационные процессы в дендритных структурах

Информационные свойства нейрона существенно зависят от процессов в его дендритах. Существуют убедительные экспериментальные доказательства того, что мембрана дендритов нейронов многих типов является возбудимой (способна проводить активные потенциалы действия, подобно тому, как это происходит в безмиэлиновых аксонах). Теоретическое рассмотрение информационных свойств нейронов с активными дендритами, основанное на данных физиологии, морфологии и результатах моделирования распространения возбуждения в нервных волокнах, позволяет считать, что в дендритной системе происходит наиболее значительная переработка информации, поступающей к нейрону. Рассмотрение морфологических зарисовок нейронов с развитыми дендритами с учетом возможных информационных процессов в дендритах позволяет по-новому взглянуть на нейрон, а также и на целую сеть из таких нейронов: модель нейрона представляется теперь в качестве многовходового и **многовыходового** элемента. При этом подразумевается, что нейрон имеет несколько функционально различных выходов. Кроме традиционного аксонного выхода, разветвляющегося на ряд коллатералей, нейрон дополнительно может иметь несколько «дендритных выходов», т. е. обладать способностью передавать возбуждение непосредственно с некоторых участков дендритного дерева на дендриты, сому или аксон соседних нейронов. Появление импульса на аксонном выходе рассматриваемого нейрона необязательно.

Информационные преобразования могут происходить во взаимосвязанных дендритных структурах нейронной сети, приводя к появлению импульсов на аксонных выходах каких-либо нейронов сети лишь при реализации в дендритной структуре многих нейронов определенных операций.

Перечисленные сведения позволяют сформулировать концепцию о том, что переработка информации в сетях из нейронов с развитыми дендритами в значительной мере определяется информационными процессами в дендритных структурах.

Концепция основана на трех положениях, установленных в результате экспериментальных исследований мор-

фологов и физиологов и работ по моделированию дендритов: 1) нейроны имеют дендро-дендритные контакты; 2) существуют механизмы эффективной передачи возбуждения от дендрита к дендриту; 3) основная переработка информации, поступающей к нейрону, осуществляется в его дендритах. Основные результаты, подкрепляющие эти положения, следующие.

1. Морфологически показано, что, кроме аксо-аксональных синапсов, нейроны могут иметь дендро-дендритные синапсы, а также участки непосредственного контактирования отростков друг с другом без структурного изменения их мембран. Такие формы взаимодействия возможны как между дендритами одного нейрона, так и между дендритами разных нервных клеток. Некоторые специализированные длинноаксонные нейроны первичных слуховых центров имеют тип ветвления дендритов, обеспечивающий многократное соприкосновение отростков друг с другом, пространственное перекрытие и соединение отдельных ветвей плазматическими перемычками (анастомозами). Во многих отделах мозга существуют зоны концентрации дендритов разных нейронов. В новой коре больших полушарий апикальные дендриты пирамидных клеток III и V слоев образуют своеобразные пучки, которые рассматриваются как компонент столбчатой организации коры [6], но могут быть и морфологическим субстратом для прямого взаимодействия дендритов. Характер организации такого пучка не случаен — составляющие его дендриты расположены очень компактно, зачастую на расстояниях от 20 нм до 1—3 мкм, причем между дендритами отсутствуют глиальные отростки [5].

2. По физиологическим данным [102] дендро-дендритные влияния могут осуществляться посредством прямого химического или электрического воздействия возбужденных участков мембраны дендрита на мембрану близко расположенных дендритов соседних нейронов. Наличие у дендритов некоторых типов нервных клеток мозга позвоночных способности к активному проведению потенциалов действия облегчает передачу возбуждения от одного дендрита к другому. При этом повышается эффективность влияния через медиаторные дендро-дендритные синапсы, через не имеющие структурного изменения участки контактирования мембран дендритов. Усиливается электрическое и химическое влияния на мембрану близко расположенных дендритов, так как электрохимические транс-

мембранные токи в активных дендритах существенно больше, чем в пассивных, способных проводить лишь медленные потенциалы. Активными являются дендриты пирамидных клеток гиппокампа, неокортекса, клеток Пуркинье мозжечка, некоторых мотонейронов [102].

3. Моделирование на ЭВМ информационных процессов в элементарных звеньях дендритов: локальных утолщениях — варикозностях, фрагментарностях, узлах ветвления, шипиках, располагающихся на активных дендритах, показало, что в них возможно выполнение ряда логических и арифметических операций. Характер выполнения операций существенно зависит от управляющих воздействий, подаваемых в звенья [46], которыми в естественных условиях могут служить непосредственные электрохимические или синаптические дендро-дендритные влияния.

2.2.1. Общее представление о возбудимых процессах в дендритах

В случае невозбудимой (пассивной) мембраны дендритов передача синаптического воздействия происходит только «электротонически», т. е. после срабатывания синапса в прилегающем участке дендрита возникает ВПСП (возбуждающий постсинаптический потенциал), который распространяется с затуханием по дендриту к соме [96]. Изменение потенциала сомы в этом случае определяют следующие два фактора: 1) мощность возбуждения (фактор, определяющий величину поляризующего тока, протекающего через субсинаптическую мембрану, зависящий от размеров возбуждающего синапса); 2) длина и диаметр дендрита, связывающего данный синапс с сомой (факторы, определяющие затухание и изменение формы ВПСП).

Чем больше мощность возбуждения (размеры возбуждающего синапса) и меньше расстояние от данного синапса до сомы, тем больший вклад в ВПСП сомы даст данный синапс.

В случае активной или возбудимой мембраны возникновение активного процесса (импульса) возможно в любой точке мембраны дендритов. Возникнув, импульс распространяется как в сторону сомы, так и в противоположном направлении. Чем тоньше дендрит, тем больше в нем изменение ВПСП при срабатывании одинаковых синапсов. Поэтому при возбудимой мембране генерация импуль-

са в дендрите возможна в ответ на гораздо меньшее число пресинаптических импульсов, вследствие чего дистальные синапсы можно в ряде случаев считать более приспособленными для передачи импульсов «один к одному», чем соматические.

После того, как в дендрите возник активный импульс, он без затухания распространяется до места изменения свойств мембраны или конфигурации волокна, например резкого расширения, в частности, точки ветвления дендритов. Импульс может преодолеть точку ветвления и продолжить распространение к соме или, напротив, блокироваться в зависимости от состояния других веточек, сходящихся в этой точке. Если другие веточки находятся в возбужденном состоянии или деполяризованы, то их шунтирующее действие уменьшено, что создает благоприятные условия для прохождения импульса. В противном случае импульс гаснет (мембрана не возбуждается), переходя в импульс типа ВПСП, который электротонически (с затуханием) распространяется к соме, внося свой вклад в повышение ее потенциала. Чем дальше к соме продвинулся такой импульс, тем больше этот вклад. На основании изложенного можно ввести еще два фактора, определяющих зависимость изменения внутреннего потенциала сомы от приходящих воздействий: 3) архитектоника дендритных ветвлений; 4) расположение синапсов на этих ветвлениях. Речь идет о соотношениях между отрезками дендритов, связывающих между собой синапсы, а также синапсы с местами геометрической неоднородности (расширения, узлы ветвления).

Резюмируя вышесказанное, делаем заключение, что дендритная система произвольной конфигурации может быть представлена в виде набора из простых дендритных образований — элементарных звеньев (рис. 2.7).

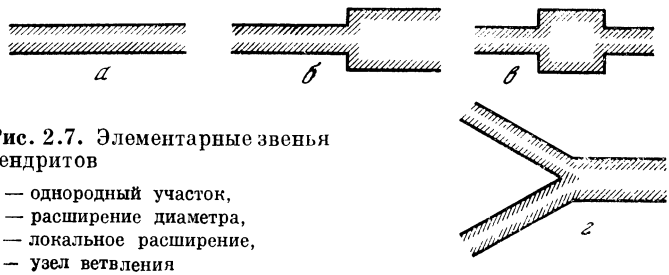


Рис. 2.7. Элементарные звенья дендритов

а — однородный участок,
б — расширение диаметра,
в — локальное расширение,
г — узел ветвления

Моделирование на ЭВМ и теоретическое исследование процессов возбуждения в таких звеньях [43, 46] показало, что в них может выполняться ряд логических и арифметических операций.

2.2.2. Резкое расширение. Трансформация ритмов

При моделировании на ЭВМ получено следующее. По длинному однородному волокну импульс движется с постоянной скоростью, которая зависит от диаметра d и свойств мембраны, характеризующих ее возбудимость. По мере приближения к расширению наблюдается убывание скорости и амплитуды как одиночного импульса [8], так и импульсов в серии [9, 35]. Эти изменения объясняются тем, что вследствие обратной пропорциональности между входным сопротивлением волокна и его диаметром большая доля тока из зоны генерации начинает отдаваться в расширенную зону. Таким образом, расширение оказывает шунтирующее действие на приближающееся возбуждение. Шунтирующее влияние расширения может настолько уменьшить скорость и амплитуду импульса, что процесс активного возбуждения мембраны прекратится. Коэффициент расширения волокна K_0 (отношение диаметров широкой и узкой частей), при котором происходит блокировка импульса, будем называть критическим расширением. Для волокна с параметрами аксона кальмара критическое расширение $K_0 = 5{,}5$. Однако в общем случае свойства мембраны разных волокон могут различаться, и значения K_0 будут различны для разных состояний мембраны.

Итак, при $K > K_0$ импульс блокируется и не проходит в расширенную часть; при $K < K_0$ импульс преодолевает расширение и продолжает свое движение по расширенному волокну.

Трансформация ритмов. При высокой частоте следования импульсов по волокну его мембрана не успевает восстанавливать свои возбудимые свойства после прохождения каждого из них. Поэтому проведение каждого последующего импульса ухудшается, монотонно убывает амплитуда и скорость импульсов. В итоге в некоторой точке волокна очередной импульс может погаснуть. В однородном волокне такой точкой является точка стимуляции. В волокне с расширением ($K < K_0$) выпадение импульсов происходит в месте изменения диаметров, чему способст-

вует шунтирующее действие расширенной части волокна. Если на части волокна возбудимость мембраны снижена (введена функциональная неоднородность), то выпадение импульсов происходит в точке, где меняется возбудимость [9]. Чем ближе K и K_0, тем чаще выпадают импульсы.

После блокировки импульса расширенная часть волокна успевает восстановить свою возбудимость, так как интервал между двумя соседними импульсами удвоился и последующие импульсы снова смогут пройти расширение. В итоге импульсная последовательность оказывается трансформированной. Трансформация зависит от частоты следования импульсов, коэффициента расширения и свойств мембраны [35].

В общем случае возможны трансформации последовательностей типа $(N + K, K)$, что означает, что из каждой пачки в $N + K$ импульсов на конце волокна обнаруживается только N импульсов, K импульсов блокируется. Приближенно можно считать, что подобная трансформация объясняется тем, что за каждым распространяющимся импульсом остается следовой потенциал гиперполяризации. В результате суммирования следовых потенциалов понижается уровень мембранного потенциала волокна, а это эквивалентно увеличению порога раздражения волокна и приводит к выпадению некоторого импульса. В месте расширения условия для выпадения импульса наиболее благоприятны, так как здесь входное сопротивление мембраны волокна меньше. При определенной частоте суммирование следовых эффектов может настолько снизить амплитуду импульса, что ВПСП в расширении станет меньше порогового и произойдет его блокировка.

Итак, пусть к расширению нервного волокна (дендрита) поступают импульсы с частотой ν. При этом ν меньше $1/\tau_R$, где τ_R — минимальный период следования импульсов для данного волокна (абсолютная рефрактерность). Через некоторое время в волокне установится стационарный процесс типа периодики $(N + K, K)$. При $K = 1$, т. е. когда после блокировки одного импульса устанавливается некоторый динамический уровень равновесного мембранного потенциала, с которого начинаются циклы периодики $(n + 1, 1)$, для N получим соотношение (случай, когда $g_2 > h$):

$$N \geqslant [\nu\tau_\Gamma \ln 1/(1 + (U_2 - h)/Ee^{\tau_1/\tau_\Gamma}(1 - e^{1/\tau_\Gamma}))] *,$$

где ν — частота следования импульсов по волокну; g_2 — амплитуда потенциала в волокне диаметром d_2; $\tau_т$ — постоянная восстановления нормального значения g_0 от уровня гиперполяризации; E — максимальная амплитуда гиперполяризации; h — порог возбуждения волокна; τ_1 — время от момента возникновения импульса до того момента, в который следовой потенциал экстремален, внешние квадратные скобки означают, что от выражения в них берется целая часть.

Если $h > g_2$, то блокируется K первых импульсов. Соотношение для K:

$$K \geqslant [\nu\tau_э \ln 1/(1 + ((g_2 - h)/g_2)(e^{1/\nu\tau_э} - 1))].$$

Посредством изменения мембранного потенциала $g_{ом}$ (а следовательно, и порога $h = g_0 - g_{ом}$) можно получить трансформации типа $(N + K, K)$. При m расширениях (узлов ветвления и т. п.) средняя частота нервных импульсов ν_m на выходе m-го расширения (узла) определяется из рекуррентного соотношения:

$$\nu_m = \frac{1}{K_1(f_1) + 1} \cdot \frac{1}{K_2(\nu_1) + 1} \cdots \frac{1}{K_m(\nu_{m-1}) + 1} f_1$$

(для случая $h > g_{2i}$). Здесь ν_i — средние значения частот следования импульсов после прохождения i-го расширения (узла), $i = 1, 2, 3, \ldots, m$.

В зависимости от числа ответвлений, расположенных на пути от входа до сомы, каждый дендритный вход нейрона характеризуется своей чувствительностью. Нейрон отвечает на приходящий сигнал, если частота следования импульсов ν больше некоторого критического значения. Например, если встречается один узел (расширение), то ν_1 должна быть больше ν^*, где

$$\nu^* = \frac{1}{\tau_д \ln (h/(h - g_2)}.$$

При изменении поляризации узлов пороговые чувствительности могут меняться. Таким образом, дендрит с утолщением (в частном случае — узлом ветвления) может служить делителем частоты следования импульсов с управляемым коэффициентом деления (управление может осуществляться синапсами, расположенными на утолщении), а также фильтром верхних частот.

2.2.3. Локальное расширение

Локальными расширениями называются расширенные участки волокна длиной менее трех констант длины. Протяженность локальных расширений значительно меньше зоны, которую занимает распространяющийся по волокну нервный импульс (в 4—10 раз). Как и в случае «нелокального» расширения, по мере приближения импульса к области локального расширения его амплитуда и скорость убывают. Показано, что в локальном расширении импульс существенно задерживается. Величина задержки зависит от протяженности расширенной части и коэффициента расширения K. Критическое расширение K_0 (при котором импульс блокируется) увеличивается при уменьшении длины расширенного участка. При длинах расширенной части волокна l порядка λ импульс может преодолеть большие расширения, чем в случае, когда протяженность расширенного участка $l \gg \lambda$.

2.2.4. Узел ветвления

Импульсы, идущие по сходящимся волокнам, взаимодействуют в узле. Результат взаимодействия — появится на выходе узла импульс или нет — определяется соотношением диаметров волокон, различием в моментах прихода импульсов к узлу, а также возбудимыми свойствами мембраны узла.

Основным характеристическим параметром узла с одинаковыми входными волокнами является коэффициент расширения $K = d_2/d_1$ — отношение диаметров выходного и рассматриваемого входного волокон. Если $K < K_0$, то через узел пройдет даже одиночный импульс; если K очень велико, то импульсы вообще не могут преодолеть узел. В некотором диапазоне значений K импульс на выходе появляется только в том случае, когда к узлу подойдут два входных импульса — каждый по одному из входных волокон, при этом допускается некоторое различие Δt в моментах их прихода. Интервал Δt может изменяться, это скажется на амплитуде, задержке и на самом факте появления выходного импульса (в реальных условиях — на вероятности прохода импульсов через узел).

При одновременном приходе в узел ветвления двух спайков напряжение в узле $g_y = g_{21} + g_{22} = 2g_2$. В слу-

чае когда g_y больше h, возбуждение преодолевает узел. По-видимому, условия для прохождения импульса через узел выполняются, если $h/2 \leqslant g_2 < h$, что возможно при определенном $K = d_2/d_1$. Пусть время прихода второго импульса $t_2 = t_1 + \Delta t$, тогда условие прохода импульса через узел будет $g_y = g_2 (1 + e^{-\Delta t/\tau_д}) \geqslant h$, отсюда $\Delta t \leqslant \Delta t_{max} = \tau_д \ln (g_2/(h - g_2))$. Из последнего соотношения видно, что выполнение функций непрерывной логики «идеальное совпадение» (проход импульсов через узел) будет выполняться тем точнее, чем меньше $\tau_д$ (определяется свойствами мебраны) и чем больше h превышает g_2.

Операции над последовательностями. При поступлении к такому узлу по ответвлениям пачек импульсов с достаточно большими интервалами между ними ($\Delta t_{i, i+1} \gg \Delta t_{max}$) на выходе узла будет пачка импульсов, расставленных соответственно моментам совпадения импульсов. Представим пачки импульсов в виде векторов $\xi = (\xi_1, \xi_2, \ldots \ldots, \xi_n)$ и $\eta = (\eta_1, \ldots, \eta_n)$, где ξ_i и η_i принимают значения нуль или единица, соответствующие отсутствию или наличию в данный элементарный интервал времени импульса на соответствующем входе узла. Размерность векторов определяется длительностью большей пачки. Для меньшей пачки интервалам, остающимся после ее окончания соответствуют нули в векторной записи последовательности. Средняя частота следования импульсов по дендриту на выходе узла: $\nu_{вых} = (\xi, \eta)/T_{мин}$, где (ξ, η) — скалярное произведение векторов, а $T_{мин}$ — длительность меньшей пачки.

При наличии в узле ветвления производящих дополнительную деполяризацию (или гиперполяризацию) «управляющих синапсов» возможно выполнение операций «скалярного произведения» частот следования импульсов по одному из ответвлений и частот повторения подаваемых на управляющий синапс деполяризационных сдвигов $\nu_{вых} = \tau (\nu_{вх} f_s)$ при возбуждающем управляющем синапсе в узле ветвления, или операции $\nu_{вых} = \nu_{вх} - \tau (\nu_{вх} f_s)$ при тормозном синапсе. Считаем, что управляющие синапсы создают сдвиги деполяризации Δg_s, такие, что $\Delta g_s + g_2 \geqslant h$, продолжительностью τ, с частотой повторения f_s. В случае управляющих возбуждающих воздействий расширение узла больше критического, в случае тормозных — меньше критического. Таким образом, в узле ветвления дендрита могут выполняться операции, аналогичные тем, которые выполняет аналоговый нейрон [46].

Узел ветвления с неодинаковыми входными волокнами. В зависимости от соотношения диаметров, составляющих узел волокон, возможно выполнение разных операций: «И», «ИЛИ», «НЕ». Например, рассмотрим узел, диаметр первого входного волокна которого в полтора раза меньше диаметра второго и в пять раз меньше диаметра выходного волокна. Исследованная на ЭВМ модель такого узла описана в работе [26]. Если возбуждается только первое волокно, импульс в таком узле блокируется, если возбуждается только второе волокно, то импульс проходит через узел ветвления. Предварительное возбуждение первого волокна может блокировать импульс, приходящий по второму волокну, это произойдет в том случае, когда второй импульс попадет в фазу рефрактерности, созданную первым. Таким образом, первое волокно оказывается запрещающим для сигнала, идущего по второму волокну. Расчеты показали, что этот эффект наблюдается при условии, что первый импульс опережает второй на $\Delta t = 1{,}7—2{,}8$ мс.

Узел ветвления с локальным расширением. В таком узле волокна, перед тем как слиться, несколько расширяются, претерпевая скачкообразное расширение протяженностью l меньше λ. Это приводит к тому, что в таком узле надежность проведения возбуждения становится выше, чем в аналогичном узле без расширения. При $K > K_0$ импульсы проходят через узел при больших $\Delta\tau$ [26].

2.2.5. Управление операциями в дендритных структурах

Существующие в нервной системе способы воздействия на активную мембрану дендритов и аксонов служат как для создания активных нервных импульсов в разных участках нервной клетки, так и для управления процессом их прохождения по дендритам к соме клетки. Следовательно, направленное изменение свойств мембраны, как местное с помощью поступающих от синапсов сигналов, так и на бóльшей области посредством гуморальных воздействий, способно управлять характером распространения возбуждения, осуществляя тем самым переработку информации.

Из работ по математическому моделированию на ЭВМ распространения возбуждения при различных изменениях

свойств мембраны волокна (имитирующих синаптические управляющие воздействия) следует, что изменение свойств мембраны позволяет:

управлять скоростью распространения возбуждения по волокну типа аксона или дендрита; в частности, эффективным способом управления задержкой в проведении активного импульса является изменение состояния (деполяризации) локального расширения волокна;

управлять величиной критического расширения дендрита (аксона), при котором наступают блокировки импульса, и тем самым либо пропускать, либо блокировать одиночные импульсы, либо изменять вид периодической импульсной последовательности или произвольной комбинации импульсов;

управлять величиной критического временного интервала Δt, в пределах которого приход двух импульсов к узлу обеспечивает появление выходного импульса, и переводить узел из состояния, когда пропускается одиночный импульс, в состояние, когда выходной сигнал появится только в результате совпадения двух входных импульсов, т. е. из режима «ИЛИ» в режим «И».

Из перечисленных выводов об операциях, которые реализуются за счет управляющих воздействий, подаваемых в элементарные звенья дендритных структур, следует, что наиболее легко осуществимым способом кодирования информации в дендритных структурах нервной системы является кодирование временем появления импульса и величинами временных интервалов между импульсами.

2.3. Информационные процессы в локальных цепях дендритных структур

В разделе рассматриваются операции, которые могут быть реализованы в нейроподобных сетях, организованных по типу локальных цепей, т. е. структур, в которых существуют дендро-дендритные взаимодействия. Рассматриваются случаи пассивной и активной дендритной мембран. Приводятся примеры реализации таких операций, как выделение максимального из нескольких входных сигналов, модуля разности сигналов, определенной частоты следования импульсов и др.

2.3.1. Пассивные дендриты

Пусть на однородный пассивный участок дендрита, константа длины которого λ, к расположенным на этом участке синапсам $c_1, c_2, \ldots, c_n$ приходят спайки с частотами следования $f_1, f_2, \ldots, f_n$ (рис. 2.8). Распределение потенциала $g(x)$ вдоль дендрита будет иметь вид (рис. 2.9): $g(x) = \Sigma f_i c_i e^{-|x-x_i|/\lambda}$, где $i = 1, 2, \ldots, n$. Обозначим $c_i e^{-|x_i-x|/\lambda} = c(x_i, x)$. Коэффициент $c(x_i, x)$ характеризует вклад ВПСП от синапса c_i в точке x_i в величину ВПСП в точке x. Назовем $c(x_i, x)$ функцией связи точки x_i с произвольной точкой x волокна.

Ограничиваясь рассмотрением дискретного набора участков дендрита, расположенных вблизи синапсов $c_1, c_2, \ldots, c_n$, введем коэффициенты связей $c_{ij} = c(x_i, x_j)$: $c_{ij} = c_i e^{-|x_i-x_j|/\lambda}$. Коэффициенты связей c_{ij} представим в виде матрицы

$$\hat{C} = \| c_{ij} \| = \begin{Vmatrix} c_{11} & c_{12} & \ldots & c_{1n} \\ c_{.1} & c_{22} & \ldots & c_{2n} \\ \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ c_{n1} & c_{n2} & \ldots & c_{nn} \end{Vmatrix}.$$

Введем вектор входного возбуждения $\mathbf{f}$ и вектор выходного возбуждения $\mathbf{g}$:

$$\mathbf{f} = \begin{Vmatrix} f_1 \\ f_2 \\ \vdots \\ f_n \end{Vmatrix}, \quad \mathbf{g} = \begin{Vmatrix} g_1 \\ g_2 \\ \vdots \\ g_n \end{Vmatrix}.$$

Связь между $\mathbf{g}$ и $\mathbf{f}$ можно записать в матричной форме $g = \hat{C}\mathbf{f}$, $\hat{C} = \| c_{ij} \|$.
Величина компонента вектора выходного возбуждения

$$g_i = \sum_{k=1}^{n} c_{ik} f_k.$$

Так как рассматриваемое волокно (дендрит) может иметь дендро-дендритные контакты с другими волокнами такого же типа, то результирующее значение ВПСП в волокне будет определяться суммой воздействий: вектором входного возбуждения, помноженным на матрицу связей, и вектором выходного для других дендритов воз-

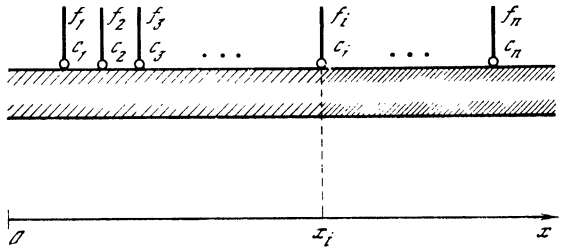


Рис. 2.8. Однородный дендрит с расположенными на нем синапсами c_i

f_i — частоты поступления входных импульсов к синапсам c_i

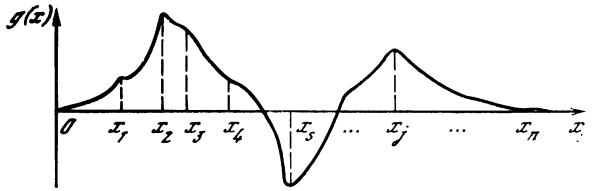


Рис. 2.9. Распределение возбуждения $g\ (x)$ вдоль дендрита

буждения, помноженного на матрицу связей между этими дендритами. Вектор возбуждения первого дендрита назовем первичным и будем обозначать g^1. Вектор возбуждения второго дендрита назовем вторичным и будем обозначать g^2. Связь между g^1 и g^2 может быть записана следующим образом:

$$g^2(x) = \sum_{k=1}^{m} g_k^1 c_k^{(1,2)} e^{-|x-x_k|/\lambda_2}.$$

Здесь $g^2\ (x)$ — ВПСП во вторичном волокне, g_k^1 — ВПСП вблизи k-го дендро-дендритного синапса, связывающего первичный дендрит со вторичным, λ_2 — константа длины во втором волокне.

Введем вектор g^2 и его компоненты g_i^2:

$$\mathbf{g}^2 = \begin{Vmatrix} g_1^2 \\ g_2^2 \\ \vdots \\ g_n^2 \end{Vmatrix}; \quad g_i^2 = \sum g_k^1 c_k^{(1,2)} e^{-|x_i-x|/\lambda_2},$$

где $c_{ki} = c_k^{(1,2)} e^{-|x_i - x_k|/\lambda_2}$. Связь между векторами $\mathbf{g}^1$ и $\mathbf{g}^2$ будет $\mathbf{g}^2 = \| c_{ki}^{(1,2)} \| \mathbf{g}^1$, где $\| c_k^{(1,2)} \|$ — матрица связей первого волокна со вторым; $\mathbf{g}^2$ можно выразить через $\mathbf{f}$: $\mathbf{g}^2 = \| c_{ki}^{(1,2)} \| \mathbf{g}^1 = \| c_{ki}^{(1,2)} \| \cdot \| c_{ij} \| \mathbf{f}$. При многократной передаче возбуждения с одного дендрита на другой для вектора возбуждения $\mathbf{g}^l$ (ВПСП на дендрите номер l) получим соотношение

$$\mathbf{g}^l = \| c_{ki}^{(l-1,\,l)} \| \cdot \| c_{ki}^{(l-2,\,l-1)} \| \ldots \| c_{ki}^{(1,2)} \| \cdot \| c_{ij} \| \mathbf{f}.$$

То есть вектор возбуждения $\mathbf{g}^l$ равен результату воздействия произведения матриц связей всех предыдущих дендритов на вектор входного возбуждения:

$$\mathbf{g}^l = \prod_{m=1}^{m=l-1} \hat{C}_{ki}^{(l-m,\,l-m+1)} \| c_{ij} \| \mathbf{f}.$$

Для дендритных структур, в которых возбуждение n-кратно передается с первого дендрита на второй, а со второго на первый, получим $\mathbf{g}_n^1 = (\hat{E} - (\hat{C}_1\hat{C}_2)^n)(\hat{E} - \hat{C}_1\hat{C}_2)^{-1}\hat{C}\mathbf{f}$, где $\mathbf{g}_n^1$ — вектор возбуждения в первом дендрите на n-м такте передачи возбуждения. В установившемся режиме

$$\mathbf{g} = \lim_{n\to\infty} g_n = \begin{cases} \hat{E}(\hat{E} - \hat{C}_1\hat{C}_2)^{-1}\hat{C}\mathbf{f} & \text{при } |\hat{C}_1\hat{C}_2| < 1, \\ \mathbf{g}_{\max} & \text{при } |\hat{C}_1\hat{C}_2| \geqslant 1. \end{cases}$$

Проведенное рассмотрение показывает, что однородный участок пассивного и активного дендритов (при условии, что мембранный потенциал ниже уровня порога активного возбуждения) может служить функциональным элементом с широкими функциональными возможностями. Дендритная сеть из таких элементов может выполнять различные информационные преобразования, характер которых определяется структурой связей — матрицей $\| c_{ki} \|$.

Входные и выходные векторы различных дендритов сети могут рассматриваться в качестве описывающих сенсорные образы внешней или внутренней среды случайных векторов. Результаты матричных преобразований над векторами поэтому могут, в частности, представляться в виде статистических характеристик, аналогичных тем, которые используются в статистической теории распознавания образов [39]. Например, если коэффициенты c_i

(веса синапсов) пропорциональны вероятностям прихода сигналов, то выходной вектор $\mathbf{g}$ при конкретном входном векторе $\mathbf{f}$ будет тем больше по модулю, чем меньше различие между $\mathbf{g}$ и вектором математического ожидания сигналов. Максимум модуля $\mathbf{g}$ будет тогда, когда входной вектор равен вектору математического ожидания сигналов. Таким образом, разные дендриты некой сети могут представляться в качестве детекторов определенного входного вектора — детекторов определенного «образа», характеризующего внешний мир или внутреннее состояние искусственной или естественной информационной системы (в частности, живой системы). Если придерживаться концепции П. К. Анохина о том, что внутридендритные трубочки способны передавать к соме информацию о величине возбуждения вблизи синапсов, располагающихся вдоль дендрита, то можно предполагать, что в соме может возникнуть возбуждение, пропорциональное сумме компонентов выходного вектора возбуждения дендрита, т. е. пропорционально модулю $\mathbf{g}$. Если допустить, что при посредстве таких трубочек возможна передача сигнала, пропорционального величине возбуждения одного синапса, к другому синапсу и при этом с разными коэффициентами, то эффективная матрица коэффициентов связей локальных участков дендрита может существенно отличаться от диагональной. То есть матрица $\| c_{ij} \|$ может быть произвольной. Такое допущение позволяет предполагать, еще более широкие функциональные возможности дендритов, так как теперь матричные преобразования могут быть произвольными.

2.3.2. Активные дендриты. Управление проведением возбуждения

Рассмотрим однородный участок волокна (дендрита), на синапсы c_1, c_2, c_3, . . ., c_n которого приходят импульсы с частотами f_1, f_2, f_3, . . ., f_n соответственно. Константа длины волокна — λ, порог возбуждения — h. В тех случаях, когда ВПСП в волокне не превышает порог возбуждения h, характер распределения ВПСП (функция $g(x)$) вдоль волокна будет иметь вид, как в случае пассивного волокна:

$$g(x) = \sum_{i=1}^{n} f_i c_i e^{-\frac{|x_i - x|}{\lambda}},$$

где $i = 1, 2, 3, \ldots, n$. Связь между векторами $\mathbf{f}$ и g будет $g = \| c_{ij} \| \mathbf{f}$.

При проведении активным волокном, вдоль которого неравномерно распределен ВПСП, импульса характер движения импульса будет зависеть от характера распределения ВПСП вдоль волокна. Например, при проведении участком волокна (рис. 29) импульса слева направо импульс сначала (в интервале $x = 0 - x_2$) будет ускоряться, затем (на интервале $x = x_2 - x_5$) замедляться, потом вновь ускоряться (на интервале $x = x_5 - x_j$) и затем замедляться до нормальной скорости (на интервале $x = x_j - \infty$).

Такое воздействие на движущийся импульс может привести к управлению моментом его прихода к соме, управлению величиной вклада импульса в интегративные процессы в разных участках рассматриваемого и других волокон.

Если вектор возбуждения $\mathbf{f}$ будет меняться во времени, то импульс будет ускоряться, замедляться либо блокироваться в зависимости от текущего распределения ВПСП. Наличие управляемых коэффициентов связи еще больше расширяет возможности волокна по управлению проведением возбуждения по нему.

2.3.3. Активные дендриты. Генерация импульсов

Если в активном волокне ВПСП в какой-либо точке превысит порог h, то возникнет потенциал действия — активный импульс (спайк). От точки возникновения (обозначим ее x^*) этот импульс начнет распространяться по волокну (дендриту) в обе стороны. Вследствие такого распространения ВПСП, накопленный вблизи синапсов, будет нейтрализован, т. е. волокно придет в равновесное состояние и процесс сможет повторяться вновь. В установившемся режиме в точке превышения порога возникнет процесс генерации спайков с некоторой частотой ν^*.

Определим связь между вектором входного возбуждения f, вектором выходного возбуждения g и частотой генерации спайков в волокне ν^*. Пусть волокно генерирует импульсы с частотой $\nu^* = 1/T$. Учитывая пространственную и временную суммацию в волокне, условие гене-

рации импульса в некоторой точке x^* запишем в виде

$$g(x^*, t) = g(x^*, T) = \sum \alpha_i \frac{1 - e^{-T/\tau_д}}{1 - e^{-1/f_i\tau_д}} e^{-|x_i - x^*|/\lambda} = h.$$

Здесь $\tau_д$ — постоянная времени рассасывания деполяризации (ВПСП), α_i — величина ВПСП вблизи i-го синапса, создаваемая одним пресинаптическим импульсом. Величина α_i определяется из условия стремления $g(x, t)$ в асимптотике (при $t \to \infty$) к величине ВПСП пассивного дендрита:

$$\lim g(x, t) = \sum_{i=1}^{n} f_i c_i e^{-|x_i - x|/\lambda}.$$

Отсюда $\alpha_i = f_i c_i (1 - e^{-1/f_i\tau_д})$. Так как ощутимая временная суммация возможна при условии $1/f_i \ll \tau_д$, то $\alpha_i \approx \approx c_i/\tau_д$.
Следовательно,

$$g\left(x^*, \frac{1}{\nu^*}\right) = \frac{1}{\tau_д} \sum_{i=1}^{n} c_i ((1 - e^{-1/\nu^*\tau_д})/(1 - \\ - e^{-1/f_i\tau_д})) e^{-|x_i - x^*|/\lambda} = h.$$

Откуда получим, считая, что $x^* = x_{j^*}$,

$$\nu^* = -1/\tau_д \ln\left[1 - h\tau_д \Big/ \sum_{i=1}^{n} (c_i e^{-|x_i - x^*|/\lambda}/1 - e^{-1/f_i\tau_д})\right].$$

Имея в виду, что $r_i\tau_д \gg 1$, это выражение упростим:

$$\nu^* = -1/\tau_д \ln\left(1 - h \Big/ \sum_{i=1}^{n} c_i e^{-|x_i - x^*|/\lambda} f_i\right).$$

Решение ($\nu^* > 0$) существует. Если

$$0 < \left(h \Big/ \sum_{i=1}^{n} c_i e^{-|x_i - x^*|/\lambda} f_i\right) < 1,$$

то ν^* приближенно будет равно

$$\nu^* \approx 1/\tau_д h \Big/ \sum_{i=1}^{n} c_i e^{-|x_i - x^*|/\lambda} f_i = (1/\tau_д h) \sum_{i=1}^{n} c_{ij^*} f_i = \\ = (1/\tau_д h)\, g(x_{j^*}) = (1/\tau_д h)\, (c_{ij^*}, f),$$

где (c_{ij^*}, f) — скалярное произведение векторов c_{ij^*} и f.

Частота генерации импульсов в активном волокне пропорциональна величине среднего значения ВПСП в точке $x^* = x_{j^*}$.

2.3.4. Сочетание пассивного и активного участков дендрита

Рассмотрим случай, когда синапсы расположены только на пассивном участке дендрита, а активная часть дендрита начинается в некоторой точке $x = x_A$ (рис. 2.10). В этом случае активное возбуждение может возникнуть в точке x_A при условии $g(x_A, t) \geqslant h$. Проведя необходимые преобразования, получим для частоты генерации импульсов в активном участке

$$\nu_A^* = -1/\tau_д \ln\left[1 - h\tau_д \Big/ \sum_{i=1}^{n} c_{Ai} f_i\right] \approx (1/\tau_д h) \sum f_i c_i e^{-|x_i - x_A|/\lambda}.$$

Частоту генерации импульсов ν_A^* можно выразить через скалярное произведение вектора входного возбуждения $\mathbf{f}$ и вектора эффективных коэффициентов связей точки x_A с синапсами $c_1, c_2, \ldots, c_n$ пассивной части волокна: $\nu_A^* = (1/\tau_д h)(\mathbf{f}, \mathbf{c}^*)$, где $\mathbf{c}^* = (c_1^*, c_2^*, \ldots, c_n^*)$, $c^* = c_i \exp(-|x_A - x_i|/\lambda)$. Аналогичная ситуация будет иметь место в случае, когда пороги у двух отрезков волокон различны. Тогда активный процесс будет возникать в отрезке дендрита с меньшим порогом, так как в нем порог будет превышаться раньше. Отличие будет лишь в том, что активный процесс будет приводить в исходное состояние оба отрезка волокна, а не только тот, в котором возник импульс, как в случае сочетания пассивного и активного участков.

Пассивная часть волокна в рассматриваемом случае может иметь произвольную конфигурацию (рис. 2.11). Тогда в выражение для ν_A будут входить «эффективные» константы длины и «эффективные» коэффициенты связи синапсов с точкой активного участка: $|x_i - x_A|/\lambda_i^* = \Delta\xi_i$; $c_i^* = c_i \exp(-\Delta\xi_i)$. Каждое ответвление характеризуется своей эффективной константой длины λ_i^* и соответствующими ей эффективными коэффициентами связей.

Рассмотрим дендритную систему, в которой пассивные участки связаны с локальными активными участками, разделенными участками невозбудимости (рис. 2.12). На ак-

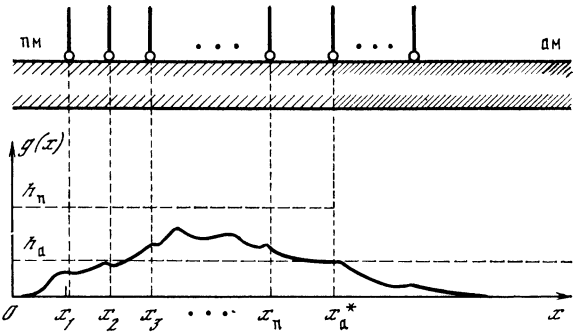


Рис. 2.10. Сочетание пассивного и активного участков дендрита

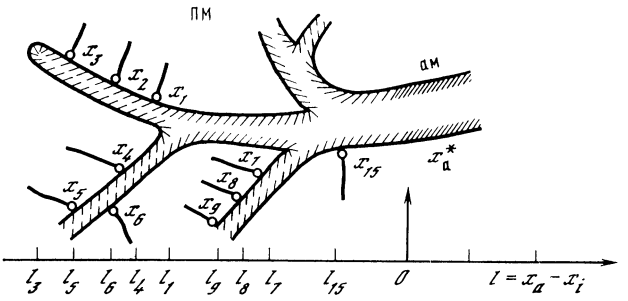


Рис. 2.11. Разветвленный пассивный дендрит, переходящий в активный

тивных участках расположены дендро-дендритные контакты с другими нервными элементами, к которым поступают генерируемые в активных участках последовательности спайков. Такая система может заменить собой целую сеть из нейронов-сумматоров. Функцию нейрона выполняет здесь пассивное ответвление с локальным активным участком, возбуждение которого передается через дендро-дендритный контакт.

Дендритная система, в которой пассивные ответвления входят в активный отрезок, может выполнять операцию выделения максимума скалярных произведений векторов возбуждения на вектора эффективных связей ответвлений с точками входа их в активный участок (рис. 2.13). Частота разрядов активного участка дендрита $\nu_A = \max\left\{\frac{1}{\tau_д h}(\mathbf{g}^j\,\mathbf{c}^{*j})\right\}$, где $\mathbf{g}^j$ — вектор возбуждения

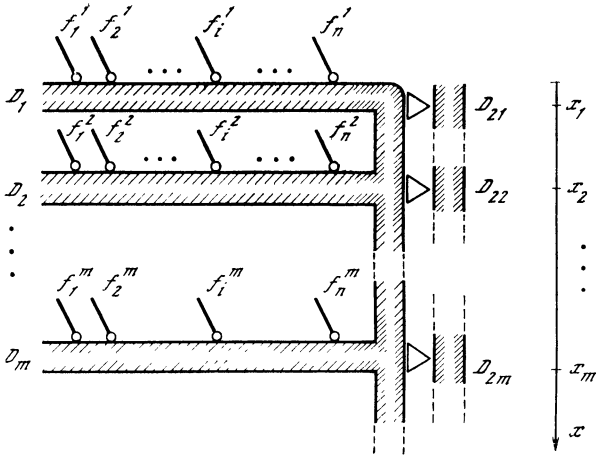


Рис. 2.12. Разветвленный дендрит с пассивными однородными участками и активными узлами ветвления, имеющими дендро-дендритные выходы

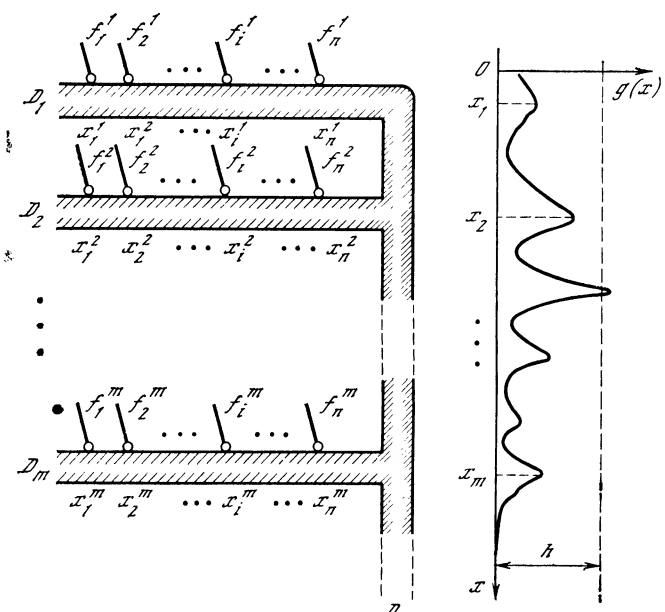


Рис. 2.13. Дендрит с активным стволом, выделяющий пассивный максимально возбужденный дистальный участок

j-го ответвления, равный $\mathbf{g}^j = \| c_{ik}^j \| f^j$, j — номер ответвления дендрита, c_i^{*j} — эффективный коэффициент связи синапсов ответвлений с точками входа этих ответвлений в активную зону — $c_i^{*j} = c_i^j \exp(-|x_i^j - x^j|/\lambda_j)$.

В реальных структурах могут существовать произвольные комбинации активных и пассивных участков дендритов, взаимодействие не только одномерных, но и двух- и трехмерных многоуровневых дендритных структур, в которых перекрещиванием дендритных волокон могут детектироваться разнообразные характеристики процессов возбуждения в сети. На рис. 2.14 показан пример двумерной двухуровневой дендритной сети. На уровне L_1 — в системе дендритов $Д_{11}$, $Д_{12}$, . ., $Д_{1n}$ — формируются результаты разных преобразований. На L_2 — системе дендритов $Д_{21}$, $Д_{22}$,. . ., $Д_{2n}$ — формируются (в зависимости от наборов коэффициентов дендро-дендритных связей L_1 и L_2) дендритные детекторы признаков разного вида, которые могут нести информацию о результате преобразований на L_1.

2.3.5. Операция выделения максимума из нескольких выходных сигналов

Входные сигналы — частоты следования импульсов. Выходной сигнал пропорционален максимальной частоте следования импульсов. Операция может быть реализована на однородном дендрите активного типа, вдоль которого на равных расстояниях друг от друга расположены одинаковые синапсы. Механизм работы элемента следующий. Импульс возникает в той точке дендрита, в которой превышен порог. Затем импульсы, разделяясь на два, распространяющихся в разные стороны, приводят все волокно в активное состояние. Если все синапсы дендрита одинаковые, то ВПСП около каждого из них будет накапливаться тем быстрее, чем выше частота поступления пресинаптических импульсов. Очевидно, что порог превысится раньше там, где частота поступления входных импульсов выше. Таким образом, будет выделен максимальный из приходящих сигналов. Чтобы не было влияния друг на друга ВПСП от соседних синапсов, расстояния между ними должны быть больше λ. По окончании активного возбуждения рассматриваемого участка волокна деполяризация, накопленная около синапсов, уничтожится,

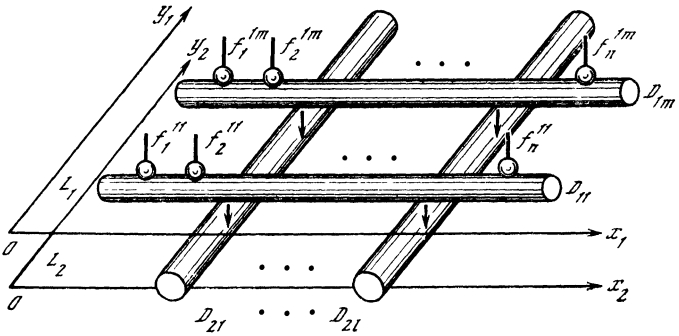


Рис. 2.14. Двумерная двухуровневая дендритная локальная цепь

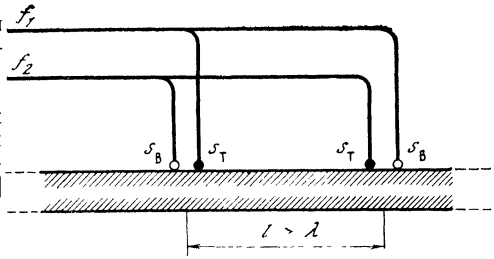


Рис. 2.15. Активный дендрит, выполняющий операцию выделения модуля разности $|f_1 - f_2|$ входных сигналов

дендрит придет в исходное состояние и процесс сможет повторяться. В итоге на выходе дендрита будут появляться импульсы с частотой, пропорциональной максимальной из поступающих на входы частот.

Этот результат следует из рассмотрения общего выражения, связывающего частоту генерации спайков ν в дендрите с сигналами, поступающими к синапсам на дендрите. Пусть $f_j = \max\{f_i\}$. Тогда в точке x_j при условии $|x_i - x_j| \gg \lambda$ будут генерироваться импульсы с частотой $\nu(x_j) : \nu(x_j) = \{\tau_д \ln[1 + (h/c)(1 - e^{1/f_i\tau_д})]^{-1}\}^{-1}$. Таким образом выполняется функция непрерывной логики «выделение максимума из нескольких величин».

2.3.6. Операция алгебраического суммирования

Названная операция реализуется при условиях $|x_i - x_j| < \lambda$ и $f_j\tau_д \gg 1$. Тогда $\nu(x_j) = (1/h)\sum_{i=1}^{n} c_i \exp(-|x_i - x_j|/\lambda) f_i = (1/h)\sum_{i=1}^{n} c_i^* f_i$, где $c_i^* = c_i \exp(-|x_i - x_j|/\lambda)$; x_j — координата точки генерации спайков на дендрите (точки, в которую приходит максимальный сигнал).

2.3.7. Операция выделения модуля разности двух величин

К синапсам однородного дендрита поступают две последовательности, различающиеся частотами следования спайков. На выходе дендрита появляются спайки с частотой, пропорциональной модулю разности сигналов. Для этого каждая входная последовательность подается на возбуждающий и тормозной синапсы, расположенные на расстоянии, большем λ. Возбуждающий синапс первого входного сигнала расположен вблизи от тормозного синапса, на который поступает второй входной сигнал, и наоборот (рис. 2.15). Вследствие такой организации связей ВПСП от одного сигнала суммируются с ТПСП другого. При разных входных частотах вблизи возбуждающего синапса, на который приходит меньший сигнал, будет нарастать гиперполяризация за счет того, что вследствие временной суммации ТПСП больше ВПСП. В результате порог возбуждения будет превышаться лишь вблизи возбуждающего синапса, на который приходит бóльший сигнал. Время нарастания суммарной деполяризации до порога обратно пропорционально модулю разности частот следования входных импульсов. Поэтому частота следования возникающих в дендрите спайков будет пропорциональна модулю разности входных сигналов.

2.3.8. Операция выделения частоты следования импульсов

Пусть к двум входным ответвлениям узла подходят две коллатерали одного и того же аксона. Синапсы в местах соединений отстоят от узла на разных расстояниях: время проведения от одного из них на интервал τ меньше, чем от другого. Узел выполняет операцию совпадения. Совпадать в узле будут импульсы, возникающие вблизи синапсов через интервал τ или через τ/n, где n — целое число. В результате дендритный узел будет играть роль «полосового фильтра» частоты следования входных импульсов.

Допустимая задержка во времени прихода одного из импульсов $\Delta t_{\max} = \tau_д \ln (g_2/(h - g_2))$. Пусть координаты синапсов c_1 и c_2 (расстояния от точки ветвления узла) равны соответственно x_1 и x_2. Тогда при условии

$$| x_2 - x_1 | / v = n\,(1/f), \qquad (2)$$

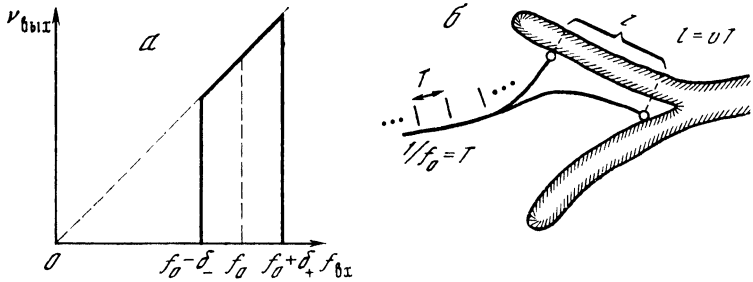


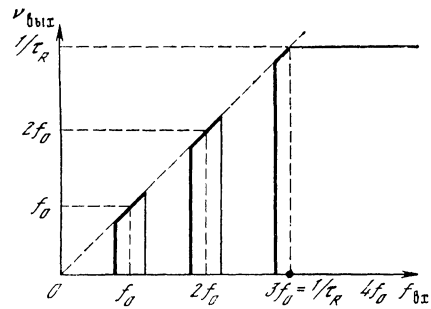
Рис. 2.16. Дистальный узел ветвления в режиме фильтра частот и его характеристика

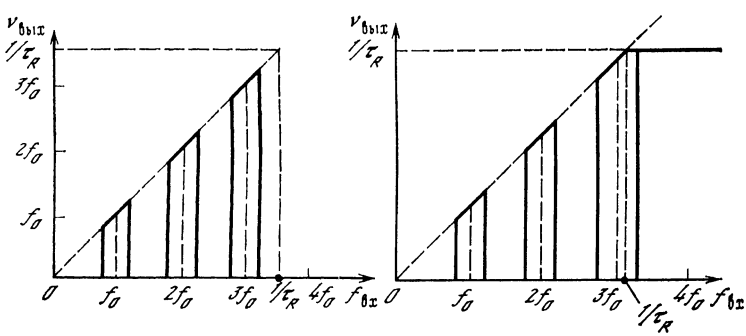
ν — частота на выходе узла, f_0 — частота импульсов на входе узла, τ_R — период рефрактерности мембраны дендрита

Рис. 2.17. Характеристика узла (рис. 2.16) при $\tau_R = 1/3f_0$

Рис. 2.18. Характеристика узла (рис. 2.16) при условии $1/(4f_0 - \delta) < \tau_R < 1/(3f_0 + \delta)$

Рис. 2.19. Характеристика узла (рис. 2.16) при условии $1/(3f_0 + \delta_+) < \tau < 1/3f_0$





т. е. тогда, когда запаздывающий импульс приходит в узел в момент прихода туда $n + 1$-го импульса от синапса, расположенного ближе к узлу. Таким образом, n импульсов будет блокировано в узле, а все последующие будут проходить. Если рассматривается реальное разветвление,

то условие (2) будет иметь вид

$$\left| \frac{x_1 - x_2}{v} - n \frac{1}{f} \right| \leqslant \Delta t_{\max}. \qquad (3)$$

Рассматриваемое разветвление представляет собой «детектор мгновенной частоты» следования входных импульсов (здесь v — скорость распространения возбуждения по дендриту).

Полосовой фильтр с узкой полосой пропускания может быть получен при следующих условиях:

$$\frac{\Delta t_{\max} v}{|x_1 - x_2|} \ll 1, \quad (4) \qquad \frac{1}{2f_0} < \tau_R < \frac{1}{f_0}. \quad (5)$$

В неравенстве (5) f_0 определяется из формулы (2) при $h = 1$, τ_R — рефрактерный период. Характеристика такого фильтра показана на рис. 2.16. Здесь

$$\delta_+ = f_0^2 (\Delta t_{\max}/(1 - f_0 \Delta t_{\max})), \; \delta_- = (\Delta t_{\max}/(1 + f_0 \Delta t_{\max})) f_0^2.$$

Учитывая соотношение (4), получим $\delta_+ \approx \delta_- \approx f_0^2 \Delta t_{\max}$. Итак, полоса пропускания такого фильтра будет $f_0 - \delta < f < f_0 + \delta$.

В зависимости от того, как связаны рефрактерный период τ_R и минимальная пропускаемая узлом частота $f_0 = v/|x_2 - x_1|$, характеристики узла будут иметь разный вид. Например, при выполнении условия

$$nf_0 - \Delta t_{\max} n^2 f_0^2 < 1/\tau_R < nf_0 + \Delta t_{\max} n^2 f_0^2 \qquad (6)$$

характеристика будет иметь n полос пропускания (рис. 2.17), причем последняя будет простираться от $f = nf_0 - \Delta t_{\max} n^2 f_0^2$ до ∞.

При условии

$$nf_0 + \Delta t_{\max} n^2 f_0^2 < 1/\tau_R < (n+1) f_0 - \Delta t_{\max} (n+1)^2 f_0^2$$

будет иметься n полос пропускания, каждая шириной $2\sigma i f_0 \approx 2\Delta t_{\max} i^2 f_0^2$ $(i = 1, 2, \ldots, n)$ (рис. 2.18).

Если, начиная с некоторого n, выполняется условие $\Delta t_{\max} \geqslant 1/f_0 [n^2 + (n+1)^2]$, то характеристика будет иметь вид, как на рис. 2.19.

2.3.9. Нейронная сеть, выделяющая определенную частоту следования входных импульсов

То есть имеется в виду сеть, элементы которой в силу определенной организации связей становятся селективными детекторами частот следования импульсов. При поступлении на общий вход сети последовательности импульсов с частотой $f(t)$ в сети возбуждается лишь тот нейрон, для которого данная частота является «своей». Структура сети показана на рис. 2.20. Нейроны с дендритами, имеющими на конце настроенный на определенную частоту пропускания импульсов узел ветвления, расположены в порядке возрастания их основных «резонансных» частот. Между чувствительными к частоте следования импульсов нейронами располагаются тормозные нейроны — аналоговые сумматоры.

Механизм работы сети следующий. Если для некоторого нейрона номер i выполнено условие $|f(t) - f_i| < \delta(f_i)$, то этот нейрон будет возбужден через время $\Delta t_i = 1/f_i$ и через тормозной нейрон начнет тормозить расположенные слева от него нейроны, настроенные на более низкие частоты. Нейроны, настроенные на частоты, меньшие f_i, могли бы возбудиться через время, большее Δt_i, так как $\Delta t_j = 1/f_j > 1/f_i$, где $j = 1, 2, \ldots, i - 1$. Однако тормозное воздействие от нейрона i приходит к ним раньше, чем они успеют возбудиться. Нейроны, настроенные на более высокие частоты, вообще не будут возбуждены. В результате на выходе сети будет возбужден только один элемент — детектор частоты следования входных импульсов.

Рассматриваемая сеть достаточно экономна, так как при любой частоте на входе в сети будут возбуждены лишь два нейрона: настроенный на данную частоту «детектор» и связанный с ним тормозной нейрон. Остальные нейроны либо находятся в заторможенном состоянии, либо не возбуждены из-за «резонансных» свойств их узлов ветвления.

Сеть имеет большую надежность, так как при выходе из строя какого-либо из нейронов сети, например j-го, его функцию «берет» на себя расположенный слева от него $(j - 1)$-й нейрон. При этом «разрешающая способность» сети уменьшится, потому что нейрон, заменяющий вышедший из строя, будет отвечать на частоты в двух полосах, чего при исправной работе сети быть не должно. Потеря

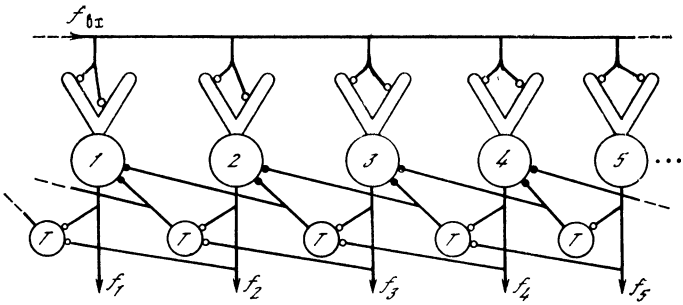


Рис. 2.20. Сеть из нейронов, имеющих узлы ветвления дендритов (см. рис. 2.16), выделяет определенную частоту следования импульсов

детектора может быть скомпенсирована, так как частота на выходе (j — 1)-го нейрона при ответе на «не свою» частоту станет больше, чем она может быть в неповрежденной сети. Это обстоятельство может служить сигналом в верхние уровни о неисправности нейрона и необходимости замены его каким-либо резервным элементом, например, следующего уровня.

Глава 3

СЛУХОВОЙ АНАЛИЗАТОР ИЗ НЕЙРОПОДОБНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

Слуховая система человека и животных представляет собой эффективное устройство анализа сложных нестационарных звуковых сигналов. В ней используются как спектральные, так и временные методы анализа, при которых выделение информативных признаков производится выделением тех или иных особенностей временного хода сигнала. Из рассмотрения механизмов работы слуховой системы следует, что ряд информационных преобразований в ней выполняется на основе закономерностей или принципов, отличающихся от известных в технике [46]. Поэтому исследование принципов нейронной организации слухового анализатора обусловлено и стремлением по-

нять общие закономерности устройства анализаторов мозга, и стремлением использовать эти закономерности для создания эффективных технических устройств обработки временных сигналов.

3.1. Основные информационные преобразования в слуховой системе

В нейронных структурах слуховой системы выполняются следующие операции: 1) определение скорости бегущей по основной мембране улитки волны механического колебания; 2) преобразование аналоговой величины в дискретную по принципу кодирования ее значения числом возбужденных элементов; 3) повышение чувствительности системы по частоте и интенсивности за счет механизмов латерального взаимодействия нейронов; 4) повышение частоты квантования сигнала, позволяющее оценивать временные интервалы, длительностью меньше, чем минимальный интервал следования нервных импульсов по волокну; 5) детектирование крутизны передних фронтов звуковых импульсов; 6) детектирование изменения частоты и интенсивности звука; 7) оценка амплитуд максимумов мгновенного спектра; 8) детектирование высоты звука; 9) детектирование гласных и согласных; 10) детектирование тональности; 11) определения направления на источник звука; 12) оценка расстояния до источника звука; 13) определения скорости и направления движения источника звука; 14) оценка длительности коротких по сравнению с длительностями нервных импульсов временных интервалов; 15) опознавание объектов и ориентация в пространстве на основе активной локации.

Ряд механизмов слухового восприятия детально исследован в работе [46]. Здесь мы рассмотрим, как могут быть организованы нейроподобные структуры, способные реализовать основные операции, выполняемые нейронными структурами слухового анализатора. Вначале дадим краткое представление об организации основных отделов слухового анализатора.

3.1.1. Анатомо-морфологические сведения

Основные отделы слуховой системы высших млекопитающих изображены на схеме рис. 3.1. Звуковые колебания от наружного уха *1* через барабанную перепонку *2* и си-

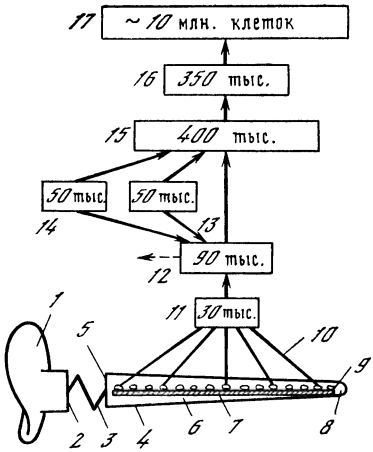


Рис. 3.1. Схема основных отделов слуховой системы

1 — наружное ухо; *2* — барабанная перепонка, *3* — система косточек среднего уха; *4* — слуховая улитка (внутреннее ухо); *5* — мембрана овального окна; 6 — перилимфа; 7 — основная мембрана; *8* — геликотрема; *9* — рецепторы (волосковые клетки); *10* — волокна, соединяющие рецепторы с нейронами; *11* — спиральный ганглий; *12* — кохлеарные ядра; *13*, *14* — верхние медиальные и латеральные оливы соответственно; *15* — нижнее двухолмие; *16* — медиальное коленчатое тело; *17* — слуховая кора

стему косточек *3* среднего уха воздействуют на мембрану овального окна *5*, создавая колебания в жидкости *6* и основной мембране *7* слуховой улитки. Слуховая улитка представляет собой свернутую в спираль коническую трубку, которая на рис. 3.1 для наглядности показана в раскрученном виде. Основная мембрана расположена внутри этой трубки вдоль длины, расширяясь от базального конца улитки, где находится овальное окно, к апикальному. Мембрана прикреплена к стенкам улитки по всему периметру за исключением апикального конца, у которого существует зазор — геликотрема *8*. Протяженность основной мембраны у человека около 30 мм. На всем протяжении основной мембраны к ней прикреплен кортиев орган, несущий в себе волосковые клетки *9* — рецепторы органа слуха. Рецепторы расположены рядами вдоль мембраны, при этом число их меньше у основания улитки, т. е. базального конца (для человека три ряда), и больше у вершины, или апикального конца (для человека пять рядов).

Механическая упругость основной мембраны изменяется вдоль длины так, что область максимальных колебаний перемещается по длине при изменении частоты звукового сигнала. При этом перемещается и область возбужденных рецепторов, так что расстояние от геликотремы до области максимального возбуждения волосковых клеток пропорционально логарифму частоты звукового сигнала. Благодаря этому на первом этапе осуществляется следующее преобразование звуковых сигналов: частота сигнала пере-

кодируется в место наибольшей деформации мембраны [49]. Такой характер преобразования получил в литературе по физиологии слуха название «принципа места».

На рецепторах оканчиваются входные отростки — дендриты нейронов, составляющих самое первое нейронное образование слуховой системы — спиральный ганглий *11*. Нейроны спирального ганглия по типу связи с рецепторами делятся на ортонейроны и спиронейроны. Ортонейрон посредством «радикальных» волокон связан с несколькими волосковыми клетками. Спиронейрон имеет протяженное «спиральное» волокно, которое тянется вдоль мембраны на 2—3 мм и может контактировать с большим количеством волосковых клеток (на 1 мм мембраны расположено около 80 рецепторов). По-видимому, спиронейрон собирает информацию с довольно большого участка мембраны в отличие от ортонейронов, получающих воздействие одной точки мембраны.

Спиральный ганглий (у человека порядка 30 тыс. нервных клеток) связан со следующим нейронным образованием — кохлеарными ядрами 12 (90 тыс. клеток) при помощи слухового нерва. В слуховой нерв входят как восходящие (афферентные) волокна, передающие информацию в центральные отделы, так и нисходящие (эфферентные волокна), служащие для обратного воздействия центральных отделов мозга на нейроны спирального ганглия и рецепторные клетки.

После кохлеарных ядер афферентный поток разветвляется. Большая часть информации идет непосредственно к заднему двухолмию *15* (400 тыс. клеток). Однако часть потока сначала проходит через верхние оливарные ядра — медиальные *13* (50 тыс. клеток) и латеральные *14* (50 тыс. клеток), а затем сходится к заднему двухолмию. Затем афферентный поток проходит медиальное коленчатое тело *16* (850 тыс. клеток) и поступает в слуховую кору *17* (отдел коры головного мозга), ответственную за слух (порядка 10 млн. клеток).

3.1.2. Преобразования на периферии

Среднее ухо представляют соединением колебательного и апериодического звеньев. Основную мембрану представляют набором полосовых фильтров, резонансные частоты которых упорядоченно распределены вдоль некоторого направления (оси частот). На основной мембране звуковой

сигнал разворачивается по этому направлению в пространственный образ, информация о котором поступает от рецепторов (выходов фильтров) по множеству параллельных каналов.

На модели основной мембраны [111] было показано, что звуковые импульсы, различающиеся крутизной фронтов и длительностями, по-разному возбуждают различные участки мембраны. Чем больше крутизна и длительность импульса, тем ближе к апикальному концу мембраны возникает область максимальных колебаний. Таким образом, различающиеся длительностью фронтов звуковые импульсы активируют разные участки основной мембраны и информация о них передается по разным каналам.

3.2. Организация моноурального анализатора

Слуховой анализатор представляется в виде многоуровневой иерархической системы. Поступающий на ухо звуковой сигнал предварительно подвергается акустической обработке во внешнем, среднем и внутреннем ухе, после чего на уровне рецепторов перекодируется в электрическую форму и обрабатывается в нейронных структурах слухового анализатора. В разделе описаны нейроподобные структуры, выполняющие такие операции, как позиционное кодирование (кодирование номером информационного канала или местом возбужденного элемента) интенсивности и частоты, детектирование тональности звуков, детектирование гласных и согласных. Описана структурно-функциональная «сферическая» модель фонематического слуха.

3.2.1. Кодирование интенсивности

В основе кодирования интенсивности лежит преобразование степени возбуждения каждого рецептора, чувствительного к определенной частоте звука, в число связанных с ним возбужденных нейронов спирального ганглия. Нейроны спирального ганглия отвечают нарастающим возбуждением при усилении звукового сигнала. Пороги нейронов различаются в широких пределах. Для каждой частоты имеется несколько нейронов с разными порогами, характеристики которых перекрывают весь динамический диапазон слуха по интенсивности. Можно представить два

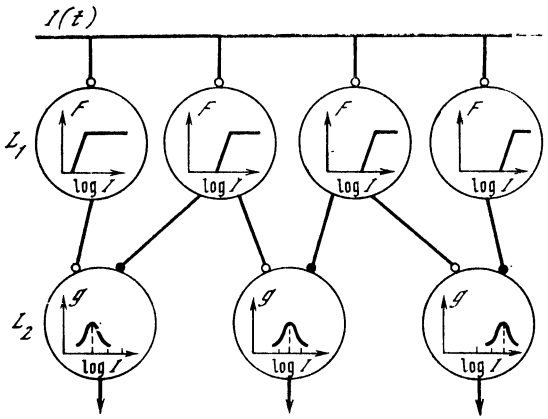


Рис. 3.2. Селективные детекторы интенсивности L_2

I (t) — выходной сигнал рецептора, пропорциональный интенсивности звука L_1 — слой градуальных нейронов, различающихся порогами; F и g — выходные сигналы элементов первого и второго слоев

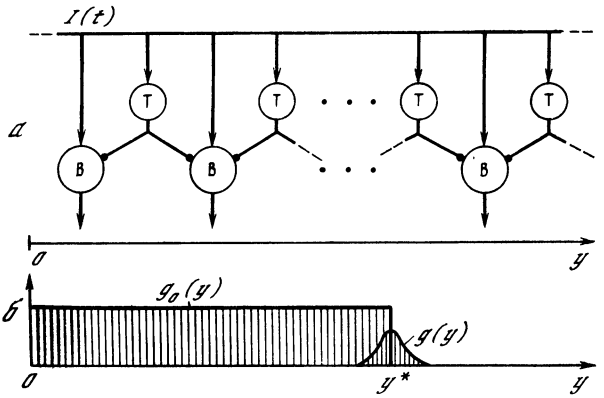


Рис. 3.3. Второй способ организации сети нейронов — селективных детекторов интенсивности

В, Т — возбуждающие релейные и тормозные градуальные пороговые элементы соответственно; g_0 (y) — распределение возбуждений В-элементов при отсутствии, g (y) — при наличии латерального торможения; y^* — координата центра локальной области возбуждения В-элементов ($y^* = I$ (t^*))

способа организации селективных детекторов интенсивности.

Селективные детекторы интенсивности формируются на слое L_2 посредством попарной алгебраической сумма-

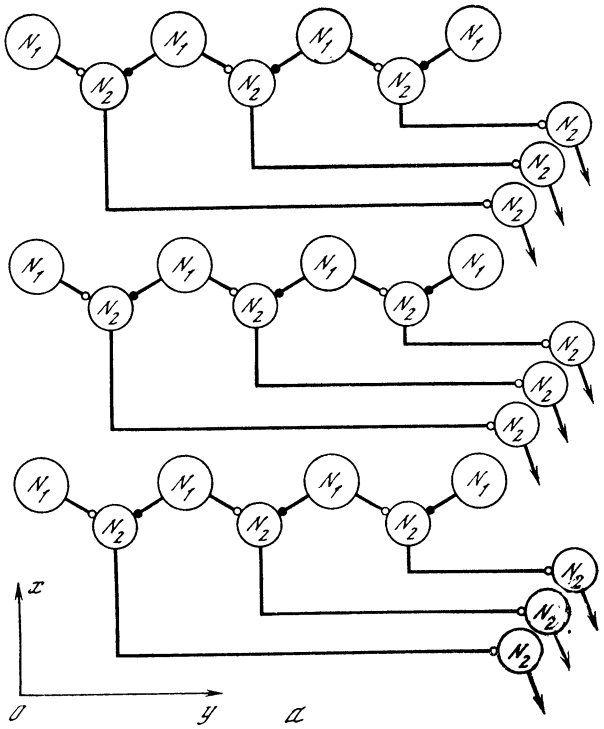
ции с разным знаком входов двух соседних градуальных нейронов — элементов слоя L_1: более низкопорогового с возбуждающим эффектом и более высокопорогового с тормозным эффектом. Пороги элементов L_1 монотонно возрастают слева направо. Линейка селективных детекторов интенсивности перекодирует величину интенсивности звукового сигнала в место положения максимума возбуждения на наборе селективных детекторов интенсивности (рис. 3.2). Чем меньше сдвиг соседних характеристик элементов L_1, тем выше избирательность элементов L_2.

Если в данный момент t интенсивность $I(t)$ входного для слоя L_1 сигнала равна I^*, то на L_2 возникнет локальная область возбужденных селективных детекторов с центром в точке y^*. Таким образом, при изменении интенсивности входного сигнала локальная область возбуждения на L_2 перемещается так, что координата центра этой области остается пропорциональной текущему значению интенсивности $y^*(t) = I(t)$.

Сеть селективных детекторов формируется из градуальных нейронов, упорядоченно распределенных по порогам вдоль оси y на слое L_1. Между нейронами действуют латеральные тормозные связи за счет вставочных тормозных элементов. Пороги тормозных элементов одинаковые, равные нулю. При конкретном входном сигнале $I(t) = y^*$ на слое L_1 возбуждается линейка нейронов, край которой приходится на координату $y = y^*$. За счет механизмов латерального торможения крайний элемент линейки выделяется (рис. 3.3). При изменении интенсивности координата края возбужденной области на L_1 и координата центра локальной области на L_2 остаются пропорциональными текущему значению интенсивности $y^* = I(t)$.

3.2.2. Отображение частоты — интенсивности звука на квазирецептивную поверхность детекторов, селективных к комбинациям частоты и интенсивности

Звуковой сигнал поступает на ансамбль градуальных нейронов, селективных по частоте. В каждом частотном канале формируются детекторы, селективные к интенсивности. Описанное множество нейронов образует квазирецептивную поверхность — двумерный слой L. Вдоль



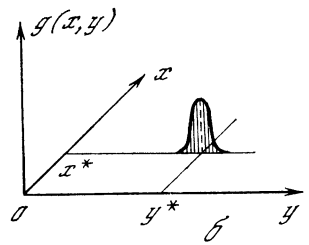


Рис. 3.4. Отображение информации об интенсивности и частоте

а — организация слоя: y — интенсивность (вдоль y возрастают пороги градуальных нейронов N_1); x — частота (вдоль x возрастают частоты селективной чувствительности нейронов N_1; нейроны N_2 селективны к частоте и интенсивности;

б — распределение $g(x, y)$ возбуждения элементов N_2 при входном сигнале $F(t) = I^* \sin 2\pi f^* t$, $x^* = f^*$, $y^* = I^*$

направления x слоя упорядоченно располагаются элементы, чувствительные к определенной частоте (связанные с определенным участком основной мембраны). Вдоль направления y располагаются селективные детекторы интенсивности, образованные в соответствии со схемой, описанной в разд. 3.2.1.

Например, слой L (рис. 3.4) составляется из комбинации одномерных слоев L_1 и L_2 (рис. 3.2), равномерно распределенных вдоль направления x.

Вследствие такой организации слоя L в ответ на входной сигнал $F(t) = I^* \sin(2\pi f^* t)$ в плоскости xy слоя L возникает локальная область возбуждения с центром в точке (x^*, y^*), где $x^* = f^*$, $y^* = I^*$ (рис. 3.4). Если входной сигнал имеет сложный спектр, то на L возникает область в виде узкой кривой полосы $y(x)$, представляющей собой огибающую мгновенного частотного спектра сигнала. За счет механизмов латерального торможения, действующих в сети L (в случае организации детекторов интенсивности по способу, указанному в разд. 3.2.1, или при дополнении сети прямыми латеральными тормозными связями), могут быть выделены локальные максимумы спектра [24].

3.2.3. Детекторы изменения частоты звука

Рассмотрим два способа организации нейроподобных детекторов изменения частоты звука (частотной модуляции).

Детектирование знака изменения частотой. Введением анизотропного пресинаптического торможения между выходами детекторов частоты могут быть образованы детекторы направления изменения частоты звука — детекторы возрастания или убывания частоты (рис. 3.5). Например, при возрастании частоты вдоль слоя детекторов частоты L_1 слева направо перемещается локальная область возбуждения. Детекторы частоты имеют возбуждающие окончания на детекторах $Д_{22}$ и $Д_{21}$ слоя L_2. Каждый детектор $Д_{1k}$ слоя L_1 имеет пресинаптический тормозной контакт (запрещающий) на возбуждающем контакте детектора $Д_{1k+1}$, расположенном на $Д_{22}$, а также на возбуждающем контакте детектора $Д_{1k-1}$, расположенном на $Д_{21}$. В результате такой организации связей при возрастании частоты — перемещения вдоль L_1 локальной области возбуждения слева направо — будет возбужден $Д_{21}$ и заторможен $Д_{22}$. При уменьшении частоты — перемещения локальной области вдоль L_1 справа налево вдоль L_1 — будет возбужден $Д_{22}$ и заторможен $Д_{21}$.

Детектирование величины скорости изменения частоты. Чем больше скорость изменения частоты — скорость перемещения локального возбуждения вдоль слоя L_1, тем

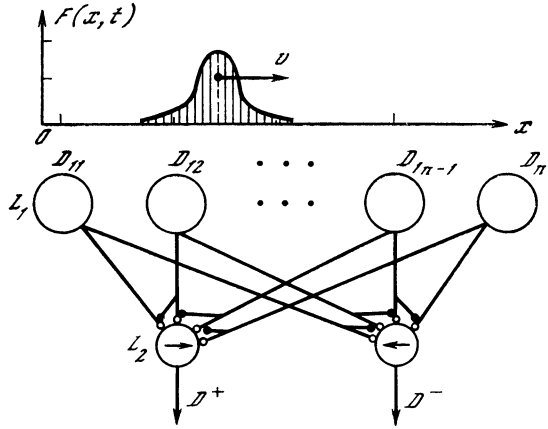


Рис. 3.5. Слой L_2 детекторов направления изменения частоты

$D+$ — детектор возрастания частоты; D^- — детектор убывания частоты; слой L_1 — детекторы определенной частоты звука $D_{11}, \ldots, D_{1n}$

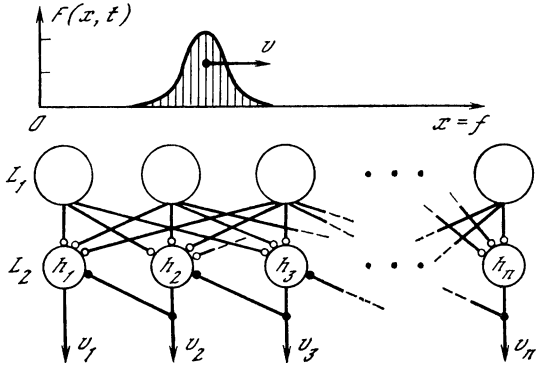


Рис. 3.6. Детекторы изменения частоты — L_2

$h_1, \ldots, h_n$ — пороговые элементы — детекторы скоростей $v_1, \ldots, v_n$ изменения частот

большее количество детекторов на L_1 будет возбуждено в единицу времени. Таким образом, количество возбужденных выходных каналов L_1 пропорционально величине скорости изменения частоты. Поэтому, если на слое L_2 расположить сумматоры с широкими рецептивными полями (зонами суммации), то уровень возбуждения каждого сумматора будет пропорционален величине скорости

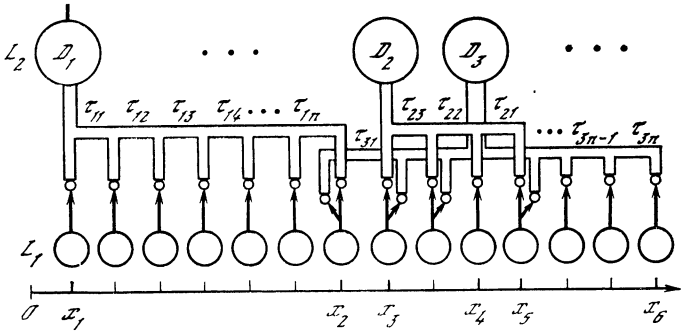


Рис. 3.7. Организация слоя L_2 детекторов определенного закона (скорости и направления) изменения частоты звука

L_1 — слой детекторов частоты; τ_{ij} — задержки между узлами дендритов нейронов-детекторов; узлы ветвления дендритов — элементы совпадения

изменения частоты. Пусть пороги сумматоров монотонно возрастают вдоль слоя L_2 слева направо и каждый сумматор номер k имеет тормозной (запрещающий) контакт на сумматоре номер k — 1. Тогда на L_2 будет возбуждаться только один элемент, координата (или номер) которого будет равна величине скорости изменения частоты (рис. 3.6). На рисунке показан случай, когда по слою L_1 селективных детекторов чистоты со скоростью v перемещается область возбуждения соответственно изменению частоты. Пороговые элементы L_2 детектируют эти изменения.

Детекторы определенного закона (скорости) изменения частоты. Принцип работы детектора основан на согласованности структуры ветвлений дендрита (с активной мембраной) с направлением и скоростью перемещения возбуждения по контролируемому детектором частотному интервалу (рис. 3.7). Узлы ветвления дендрита выполняют функцию элементов совпадения, промежутки между узлами — функцию линий задержек. Подбором задержек τ_i в участках между узлами ветвления дендрита обеспечивается избирательность ответа детектора $Д^*$ конкретной величины $\Delta f/\Delta t = v^*$ — скорости изменения частоты на частотном интервале (f_1^*, f_2^*), контролируемом данным детектором. В зависимости от ориентации дендрита и закона изменения задержек τ_1 между последовательными узлами ветвления могут быть организованы детекторы произвольных законов изменения частоты. На рис. 3.7

показаны три детектора $Д_1$, $Д_2$, $Д_3$; L_1 — слой детекторов частоты (рецепторов улитки); $Д_1$ — детектор определенной скорости убывания частоты на интервале (x_1, x_2); $Д_2$ — детектор определенной скорости возрастания частоты на интервале (x_3, x_5); $Д_3$ — детектор, срабатывающий в том случае, когда одновременно на участке (x_4, x_7) с определенными скоростями к точке x_6 сближаются два спектральных максимума. Если проксимальная бифуркация дендрита детектора $Д_3$ будет выполнять операцию «ИЛИ», то $Д_3$ будет срабатывать при любом их двух законов изменения частоты, на которые «настроены» правый и левый дендриты. Если же проксимальная бифуркация дендрита детектора $Д_3$ будет выполнять операцию совпадения «И», то $Д_3$ будет срабатывать при одновременном приходе с определенными скоростями спектральных максимумов к бифуркации.

3.2.4. Детекторы изменения интенсивности звука (рис. 3.8)

Выходные сигналы отдельных детекторов интенсивности звука суммируются на детекторах направления ее изменения. При возрастании интенсивности звука на входе в части детекторов анизотропное торможение приводит к блокировке сигналов. Нейроны отвечают лишь на ослабление интенсивности. В других нейронах анизотропное латеральное торможение на входе препятствует реакции на ослабление звука. Такой нейрон реагирует только при возрастании интенсивности звука. Детекторы изменения интенсивности могут располагаться в разных частотных диапазонах. Если же на детектор изменения интенсивности поступают сигналы от селективных детекторов интенсивности всех частотных диапазонов, то такой детектор становится обобщенным детектором изменения интенсивности. Кроме детекторов направления изменения интенсивности, следует рассмотреть детекторы скорости изменения интенсивности. Первичные детекторы этой системы отвечают градуально на скорость изменения интенсивности звука. В одном нейроне реакция возрастает с увеличением скорости, в других ослабевает. Из первичных детекторов скорости строятся селективные детекторы скорости изменения интенсивности.

Как было ранее показано, различные комбинации частоты и интенсивности представляются на квазирецептив-

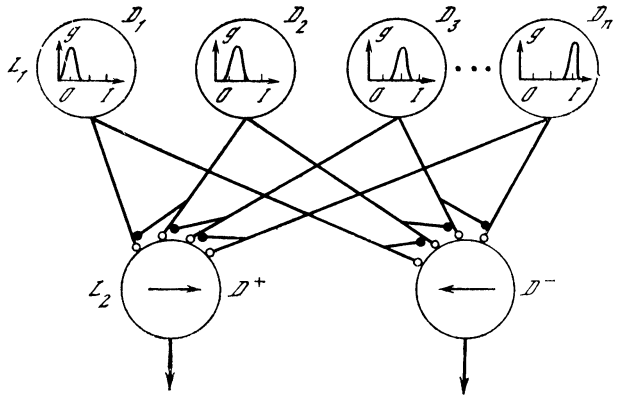


Рис. 3.8. Организация детекторов направления изменения интенсивности звука

$D+$, $D-$ — детекторы увеличения и уменьшения интенсивности соответственно D_i — детекторы интенсивности; g — выходной сигнал детекторов (внутри кружочков, изображающих детекторы, отмечены детектируемые области интенсивностей)

ной поверхности с координатами частота—интенсивность. Звуковые сигналы могут меняться по частоте и интенсивности с разной скоростью в разных направлениях, эти изменения выделяются затем при помощи обобщенного анализатора изменений звука.

3.2.5. Обобщенный анализатор скорости изменения частоты и интенсивности звука

Первичными детекторами такого анализатора являются градуальные нейроны—детекторы изменения частоты, интенсивности и скорости. Выходными элементами являются вторичные детекторы определенной скорости изменения частоты и интенсивности. Детектирование направления изменения производят первичные детекторы частоты и интенсивности. По каждому направлению осуществляется детектирование скорости при помощи градуальных детекторов скорости. Вторичные детекторы образуют сферу, на которой отдельные детекторы селективно отвечают на направление изменения по частоте, интенсивности и скорости.

3.2.6. Детекторы отношения частот

В ряду частот выделяются частоты в кратных отношениях. Для этого детекторы частоты, различающиеся на октаву и представленные разными уровнями интенсивности, подключены к интегративному нейрону-детектору. Такой детектор селективно настроен на набор частот независимо от их интенсивности. Набор детекторов отношения частот охватывает весь диапазон изменений частоты. При изменении частоты такой детектор отвечает максимумами возбуждения через каждую октаву. При помощи таких детекторов воспринимается сходство между комбинациями звуков, лежащих в разных областях частотного диапазона. Представление о существовании детекторов отношения частот позволяет объяснить эффект консонанса: консо-

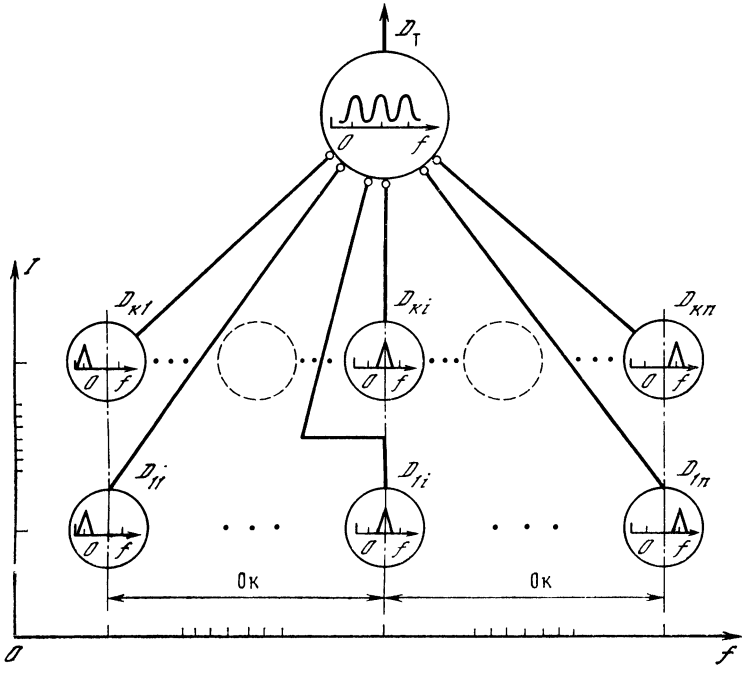


Рис. 3.9. Организация детекторов тональности $D_т$

I — интенсивность, *f* — частота, Ок — октава (внутри каждого детектора D_{ki} отмечена детектируемая частота, возрастающая вдоль *f*; координата детектора по *I* соответствует детектируемой им интенсивности)

нансными являются звуки с отношением частот, на которое настроен хотя бы один из детекторов набора. Диссонансными являются такие звуки, соотношение частот которых не представлено в наборе детекторов отношения частот. Такие детекторы являются основой развития музыкального слуха. Их можно назвать детекторами тональности. В пределах октавы каждый такой детектор представлен отдельным максимумом возбуждения. При изменении звука в пределах разных октав максимум возбуждения перемещается с детектора на детектор (рис. 3.9).

3.2.7. Детекторы комплексов звуков и детекторы фонем

Из детекторов частоты могут быть образованы различные комбинации, образующие детекторы звуковых комплексов. Такие детекторы, не отвечая на отдельные компоненты, реагируют на сложные комбинации звуков. При построении сложных детекторов могут быть использованы не только детекторы частоты, но и детекторы изменения частоты и интенсивности (рис. 3.10). Ярким примером детекторов сложных звуковых комплексов являются детекторы фонем.

I. Детекторы гласных. Первым звеном является образование детекторов трехчастотных поддиапазонов за счет подключения к ним селективных детекторов частоты. В формантной области формируется слой из оппонентных детекторов трех типов, представляющий собой линейную комбинацию вкладов детекторов частот. Оппонентные детекторы образуют ортогональную систему координат сферической модели восприятия гласных. Различение гласных достигается в третьем слое селективных детекторов гласных за счет надлежащего подбора связей между оппонентными детекторами и селективными детекторами гласных. Такие детекторы реагируют на звуки, состоящие из комбинаций формант. При изменении частотного состава максимум возбуждения перемещается по сфере, отображая изменение гласных. Интенсивность и частота не влияют на восприятие гласных, которые различаются только по формантному составу.

II. Детекторы согласных. При построении детекторов согласных в качестве первичных детекторов используются детекторы изменения частоты и детекторы шума. Вторич-

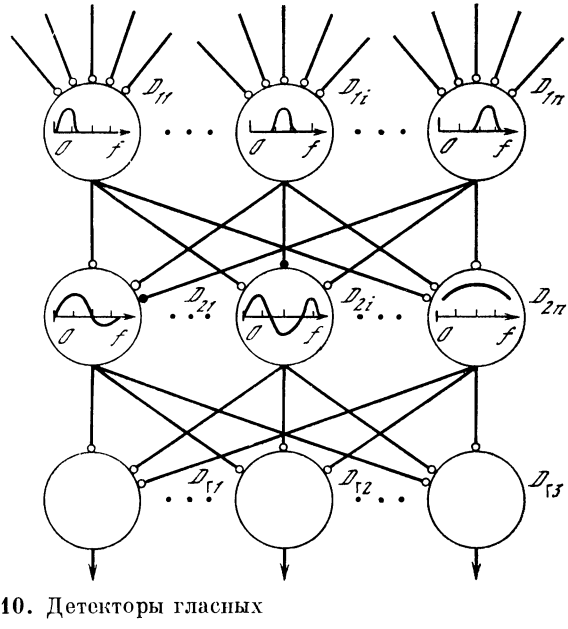


Рис. 3.10. Детекторы гласных

$D_{11}, \ldots, D_{1n}$ — детекторы частоты; $D_{21}, \ldots, D_{2n}$ — вторичные детекторы комбинации частот; $D_Г$ — детекторы гласных;
D_1 — аналоги колбочек, D_2 — аналоги оппонентных клеток, $D_Г$ — аналоги детекторов оттенков цвета (очевидна аналогия со зрительной системой)

ные детекторы являются селективными в отношении определенных комбинаций первичных детекторов.

Из трех первичных детекторов фонематического анализатора гласных формируются три вторичных детектора с характеристиками, удовлетворяющими уравнению сферы.

3.3. Организация бинаурального анализатора

Бинауральный анализатор слуховой системы человека и животных в отличие от технических устройств обладает рядом характерных особенностей. Определение направления на источник звуковых сигналов производится в нем одновременным измерением двух параметров: разности моментов прихода и разности амплитуд сигналов у каждого уха. Эти параметры в определенных структурах мозга могут перекодироваться один в другой, приводя к формированию обобщенного — «результирующего» параметра, по величине которого оценивается направление. Точ-

ность определения направления в бинауральном анализаторе оказывается намного выше, чем точность составляющих его элементов (нейронов—детекторов различных параметров) [46].

При обработке информации о направлении на источник звука нейронные структуры бинаурального анализатора выполняют следующие операции: 1) определение момента начала звукового сигнала и амплитуды сигнала в этот момент; 2) позиционное кодирование крутизны переднего фронта, частоты и интенсивности звука местом возбужденного элемента; 3) детектирование максимумов крутизны фронта звука и максимумов частотного спектра звука; 4) перекодирование амплитуды в задержку прихода импульсов к уровню сравнения; 5) позиционное кодирование интерауральной разности интенсивностей и фаз; 6) увеличение достоверности и точности измерения направления за счет механизмов латерального взаимодействия элементов — первичных детекторов направления; 7) определение и позиционное кодирование расстояния до источника звука; 8) детектирование скорости и направления движения источника звука.

3.3.1. Две подсистемы обработки информации о направлении на источник звуковых сигналов

Бинауральный анализатор состоит из двух подсистем: 1) отделов, анализирующих быстрые изменения в сигналах — подсистема «коротких звуков»; 2) отделов, обрабатывающих усредненные характеристики сигналов,— подсистема «длительных звуков». В первой подсистеме при анализе сигналов используется временной метод — обрабатывается информация о форме фронтов звуковых всплесков на правом и левом ухе. Определение направления в этой подсистеме осуществляется измерением интерауральной разности фаз и амплитуд звуковых сигналов. Вторая подсистема использует спектральный метод — обрабатывает информацию об интерауральной относительной разности амплитуд соответствующих спектральных компонентов звукового сигнала (рис. 3.11).

Обе системы одновременно обрабатывают информацию по множеству параллельных каналов. Однако при специальном подборе звуковых сигналов главную роль может играть одна из подсистем. Например, при определении на-

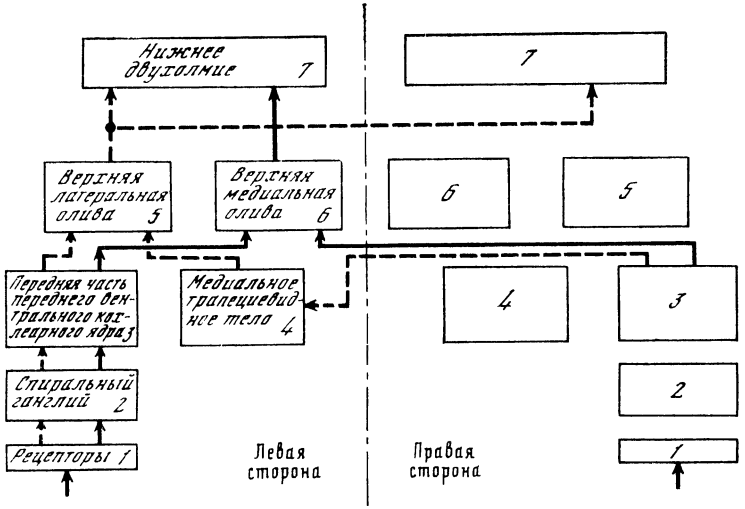


Рис. 3.11. Отделы бинауральной части слуховой системы

1 — рецепторы, *2* — спиральный ганглий, *3* — передняя часть переднего вентрального кохлеарного ядра, *4* — медиальное трапециевидное тело, *5*, *6* — верхняя латеральная и медиальная оливы соответственно, *7* — нижнее двухолмие; сплошными линиями отмечены уровни, производящие локализацию коротких звуковых всплесков, пунктирными — продолжительных звуков

правления на источник высокочастотного звукового сигнала постоянной амплитуды подсистема временного анализа становится малоэффективной. Наоборот, при оценке направления на источник одиночных резких звуковых всплесков неэффективной становится система спектрального анализа. Совместная работа двух подсистем обеспечивает живым системам высокую точность в определении направления на источники звуков в большинстве реальных ситуаций [46].

Последовательными уровнями обработки длительных звуков являются: 1) рецепторные элементы — преимущественно наружные волосковые клетки кортиева органа, иннервируемые спироволокнами; 2) спиральный ганглий; 3) антерио-антериовентральная часть кохлеарного комплекса и медиальное трапециевидное тело, являющееся вставочным на пути афферентов от третьего уровня противоположной стороны к четвертому уровню своей стороны; 4) верхние латеральные оливарные ядра — первый уровень бинаурального взаимодействия афферентных потоков импульсов; 5) нижнее двухолмие. Последовательными

уровнями обработки коротких звуков являются: 1) рецепторные элементы — преимущественно внутренние волосковые клетки кортиева органа, иннервируемые ортоволокнами; 2) спиральный ганглий; 3) антерио-антериовентральная часть кохлеарного комплекса; 4) верхние медиальные ядра — первый уровень бинаурального взаимодействия афферентных потоков импульсов; 5) нижнее двухолмие. В нижнем двухолмии первичная обработка информации о направлении на источник звука заканчивается [84].

3.3.2. Нейронные структуры первой подсистемы

Рассмотрим структурно-функциональную организацию модели подсистемы анализа длительных звуков, выделив операции, выполняющиеся на каждом из последовательных иерархических уровней обработки информации, соответствующих указанным выше нейронным отделам.

I. Кодирование частоты звука. При бинауральном предъявлении длительного звукового сигнала на основной мембране улитки каждого уха устанавливается волновой процесс, воспринимающийся рецепторами. Вследствие частоточувствительных свойств основной мембраны уровень рецепторов L_1 можно представить в виде набора полосовых фильтров, расположенных вдоль оси x так, что координата x обратно пропорциональна основной частоте фильтра: $x \sim 1/f$, т. е. L_1 представляет собой уровень селективных детекторов частоты (рис. 3.12).

II. Кодирование частоты-интенсивности. Уровень L_2 представлен плоскостью с координатными осями: частота — ось x (проекция оси x уровня L_1); интенсивность — ось y (вдоль направления y монотонно возрастают пороги элементов). Элементы — аналоговые нейроны. В плоскости xy по каждому частотному каналу x возбуждается некоторое количество нейроподобных элементов, составляющих столбец в направлении y, высота которого характеризует амплитуду соответствующего спектрального компонента звукового сигнала (рис. 3.12).

III. Детекторы максимумов частотного спектра. Уровень L_3 — плоскость с координатными осями: частота — ось x (проекция оси x второго уровня), интенсивность — ось y. Элементы L_3 — возбуждающие и тормозные аналоговые нейроны. Каждый элемент уровня L_3, расположенный в точке (x, y), суммирует сигналы, поступающие от элементов уровня L_2, расположенных в некоторой локаль-

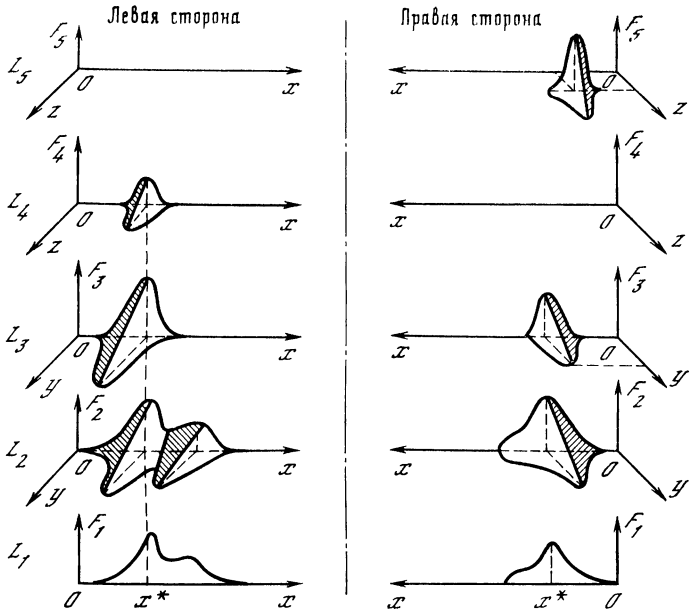


Рис. 3.12. Эпюры возбуждения нейронов уровней L_1 — L_5 подсистемы анализа длительных звуков

ной области с центром в точке (x, y). За счет латерального торможения на L_3 происходит стягивание области возбуждения вдоль оси x, т. е. обострение частотных характеристик элементов (рис. 3.12).

IV. Кодирование интерауральной разности интенсивностей. Уровень L_4 — первый уровень бинаурального взаимодействия афферентных потоков импульсов — плоскость с координатными осями: частота — ось x (проекция оси x третьего уровня), разность интенсивностей звуковых сигналов на правом и левом входах модели — ось y. Элементы L_4 — аналоговые нейроны. Связи, идущие к L_4 от L_3 своей стороны, являются возбуждающими, связи, идущие от L_3 противоположной стороны,— тормозными. На каждый элемент L_4 поступают входные сигналы от всех элементов L_3, связанных с одним и тем же частотным каналом, т. е. расположенных на прямой: $x = \text{const}$. Для элемента правой стороны уровня L_4 с координатами (x, y)

суммарное входное воздействие

$$U_{4\text{п}}(x, y) = \int_0^\infty s_{\text{в}}(x, y, \xi) F_{\text{зп}}(x, \xi)\, d\xi - \int_0^\infty s_{\text{т}}(x, y, \xi) F_{\text{зл}}(x, \xi)\, d\xi,$$

где $F_{\text{зп}}(x, y)$ и $F_{\text{зл}}(x, y)$ — амплитуды выходных сигналов элементов правой и левой сторон уровня L_4; $s_{\text{в}}(x, y, \xi)$ и $s_{\text{т}}(x, y, \xi)$ — соответственно возбуждающие и тормозные функции связи $|s_{\text{в}}(x, y, \xi)| = |s_{\text{т}}(x, y, \xi)| = s(x)$. На вход каждого элемента левой стороны уровня L_4 поступает сигнал $U_{4\text{л}}(x, y) = -U_{4\text{п}}(x, y)$.

Протяженности возбужденных областей вдоль y и величины $F_3(x, y)$ на уровне L_3 пропорциональны амплитудам входных сигналов. Вследствие этого площади под кривыми $F_3(x, y)$ пропорциональны интенсивностям, а величина $U_{4\text{п}}(x, y)$ — разности интенсивностей звуковых сигналов на правом и левом входах. Порог элементов L_4 монотонно возрастает вдоль оси y. Вследствие этого протяженность возбужденной области вдоль оси y пропорциональна разности интенсивностей звуковых сигналов. Если $s_{\text{в}}(x, y, \xi) = s(x) - \alpha(x)y$ и $s_{\text{т}}(x, y, \xi) = s(x) + \alpha(x)y$, то протяженность возбужденной области будет пропорциональна относительной разности интенсивностей. В зависимости от того, левее или правее равносигнальной зоны находится источник звука, возбужденная область возникнет либо в правой, либо в левой части.

V. Детекторы направления на источник звука. Уровень L_5 — плоскость с координатными осями: частота — ось x (проекция оси x четвертого уровня), разность интенсивностей — ось y. Элементы L_5 — тормозные и возбуждающие аналоговые нейроны. На уровне L_5 происходит выделение края (координаты y^* уровня L_4 на рис. 3.3.2) возбужденной области уровня L_4 при помощи латеральных тормозных связей между элементами L_5. Относительная разность амплитуд пропорциональна направлению на источник звука. Поэтому элементы L_5 представляют собой селективные детекторы направления. Таким образом, на уровне L_5 возникает возбужденная область с координатами центра y^* и x^*, определяющими соответственно направление φ на источник звука и частоту максимального компонента в спектре звука. Размеры Δy и Δx определяют погрешность в оценке направления на источник звука и в оценке частоты максимального спектрального компонента.

3.3.3. Нейронная сеть, уточняющая оценку направления на источник продолжительных сигналов

Точность измерения направления на источник продолжительных звуков может быть повышена, если использовать информацию о двух отличающихся на малый угол $\Delta\varphi$ направлениях на источник звука. Два направления могут быть получены за счет поворотов головы на малый угол $\Delta\varphi$ в сторону источника звука. Преобразования для получения уточненной оценки на источник звука могут быть реализованы в нейронной сети из двух уровней. Исходным нейронным слоем может служить слой L_4 или L_5 подсистемы оценки направления на источник продолжительных звуков (см. разд. 3.3.2). Повышение точности достигается за счет исключения неизвестного расстояния до источника звука R. Рассмотрим организацию сети и выполняемые ею преобразования.

Координата границы возбужденной области на L_4 пропорциональна относительной разности интенсивностей $y^*(x) = s(x)\,((A_{\text{п}}^2 - A_{\text{л}}^2)/(A_{\text{п}}^2 + A_{\text{л}}^2))$. Из уравнения, связывающего направление φ на источник звука с амплитудами сигнала на правом и левом ухе [46]

$$A_{\text{п}}/A_{\text{л}} = \frac{\sqrt{1 - (d/R)\sin\varphi + d^2/4R^2}}{\sqrt{1 + (d/R)\sin\varphi + d^2/4R^2}},$$

получим $\sin\varphi = ((A_{\text{л}}^2 - A_{\text{п}}^2)/(A_{\text{л}}^2 + A_{\text{п}}^2))\,[R/d + d/4R]$.

Далее, при двух значениях φ, равных φ_1 и $\varphi_2 = \varphi_1 - \Delta\varphi$ (поворот головы в сторону источника), используя соотношения

$y_1^*(x) = s(x)\,((A_{\text{п1}}^2 - A_{\text{л1}}^2)/(A_{\text{п1}}^2 + A_{\text{л1}}^2))$ и

$y_2^*(x) = s(x)\,((A_{\text{п2}}^2 - A_{\text{л2}}^2)/(A_{\text{п2}} + A_{\text{л2}}))$,

получим $\sin\varphi_1 = (y_1^*(x)/s(x))\,[R/d + d/4R]$, $\sin\varphi_2 = (y_2^*(x)/s(x))\,[R/d + d/4R]$. Отсюда $\sin\varphi_1/\sin\varphi_2 = y_1^*(x)/y_2^*(x)$. Заменив $\varphi_1 = \varphi_2 + \Delta\varphi$, получим $(\sin\varphi_2\cos\Delta\varphi + \cos\varphi_2\sin\Delta\varphi) = (y_1^*(x)/y_2^*(x))\sin\varphi_2$. Отсюда $\operatorname{tg}\varphi_2 = y_2^*(x)\sin\Delta\varphi/(y_1^*(x) - y_2^*(x)\cos\Delta\varphi)$.

Вблизи равносигнальной зоны или при малых $\Delta\varphi$ приближенно ($\sin\Delta\varphi \approx \Delta\varphi$, $\cos\Delta\varphi \approx 1$) $\operatorname{tg}\varphi_2 \approx (y_2^*(x)/(y_1^*(x) - y_2^*(x)))\,\Delta\varphi$.

I. Вычисление $\operatorname{tg}\varphi_2$ может быть реализовано в нейронной структуре из трех слоев (рис. 3.13). На рисунке изо-

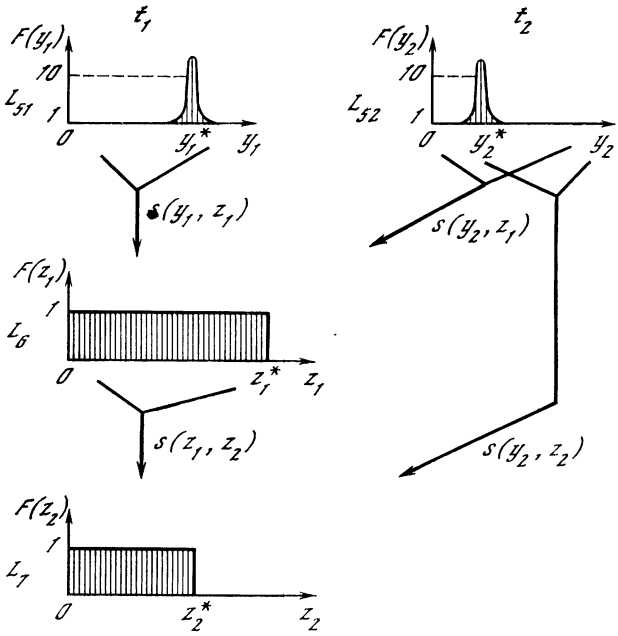


Рис. 3.13. Схема нейронной сети для вычисления $z_2^* = (\mathrm{tg}\ \varphi_2)/\Delta\varphi = y_2^*/(y_1^* - y_2^*)$

L_6, L_7 — релейные пороговые элементы; L_7 — пороги элементов одинаковые, равные нулю; $F(y_1) = \delta(y_1 - y_1^*)$; $F(y_2) = \delta(y_2 - y_2^*)$;
t_1, t_2 — последовательные моменты времени

бражена схема нейронной сети, в результате преобразований в которой выделяется край возбуждений области с координатой z_2^*, определяющей $\mathrm{tg}\ \varphi_2$: $z_2^* = \mathrm{tg}\ \varphi_2/\Delta\varphi = y_2^*/(y_1^* - y_2^*)$. Функции связей соответственно равны: $s(y_1, z_1) = y_1$; $s(y_2, z_1) = -y_2$; $s(z_1, z_2) = -z_2$; $s(y_2, z_2) = y_2$; $h(z_1) = z_1$ (изменение порогов элементов вдоль z_1). Последовательность выполнения операций следующая. Сначала вычисляется $z_1^* = y_1^* - y_2^*$, где z_1^* — координата края возбужденной области на L_6. Координату z_1^* находим из условия $F(z_1^*) = 0$ (условие того, что в точке z_1^* выходной сигнал $F(z_1^*)$ элементов равен нулю). Для того чтобы координата z_1^* была пропорциональна разности координат $y_1^* - y_2^*$, определяющих направление на источник звука при двух углах поворота головы φ_1 и φ_2, отличающихся на малый угол $\Delta\varphi$, нужно, чтобы пороги $h(z_1)$ элементов монотонно возрастали вдоль z_1 : $h(z_1) \approx z_1$. Тогда

получим

$$F(z_1) = \int_{-\infty}^{+\infty} F(y_1)\, s(y_1 z_1)\, dy_1 + \int_{-\infty}^{+\infty} F(y_2)\, s(y_2, z)\, dy_2 - h(z) =$$

$$= \int_{-\infty}^{+\infty} \delta(y_1 - y_1^*)\, y_1\, dy_1 - \int_{-\infty}^{+\infty} \delta(y_2 - y_2^*)\, y_2\, dy_2 - z_1 =$$

$$= y_1^* - y_2^* - z_1 = 0.$$

Откуда $z_1^* = y_1^* - y_2^*$. Далее зададим функции связей между L_5 и L_6 в виде $s(y_1, z_1) = y_1$; $s(y_2, z_1) = -y_2$, а между L_5, L_6 и L_7 в виде $s(z_1 z_2) = -z_2$, $s = (y_2, z_2) = y_2$. Элементы уровней L_6 и L_7 — релейные, пороговые. Но пороги элементов L_6 возрастают вдоль $z_1 : h(z_1) = z_1$, а пороги элементов L_7 равны нулю. Распределения возбуждений на слоях L_{51} и L_{52}: $F_{y_1} = \delta(y_1 - y_1^*)$, $F(y_2) = \delta(y_2 - y_2^*)$. Поэтому на L_7 распределение возбуждения будет иметь вид

$$F(z_2) = \int_0^{z_1^*} F(z_1)\, s(z_1, z_2)\, dz_1 + \int_{-\infty}^{+\infty} F(y_2)\, s(y_2, z_2)\, dy_2 =$$

$$= -\int_0^{z_1^*} 1 \cdot z_2\, dz_1 + \int_{-\infty}^{+\infty} \delta(y_2 - y_2^*)\, y_2\, dy_2 = -z_2 z_1^* + y_2^*.$$

Отсюда находим координату z_2^*, определяющую край возбужденной области на $L_7 : F(z_2^*) = -z_2^* z_1^* + y_2^* = 0$; $z_2^* = y_2^*/z_1^*$; $z_2^* = y_2^*/(y_1^* - y_2^*) = \operatorname{tg} \varphi_2/\Delta\varphi$. Таким образом, z_2^* определяет направление на источник звука в последний момент времени (после поворота головы на $\Delta\varphi$ в сторону источника).

Распределение $F(y_1)$ на L_5 возникает в момент t_1, а распределение $F(y_2)$ — в момент $t_2 = t_1 + \Delta t$, где Δt — время поворота головы на угол $\Delta\varphi$. Для получения распределений $F(y_1)$ и $F(y_2)$ на слоях L_{51} и L_{52} достаточно с уровня L_5 к уровню L_6 подавать сигналы по двум каналам, различающимся временем проведения (задержкой) на величину $\tau \gg \Delta t$. Тогда начиная с момента $t_{2\,\text{мин}} = t_1 + \Delta t$ в течение времени τ на L_6 и L_7 будут существовать рассмотренные картины возбуждения.

В векторном представлении указанные преобразования будут иметь вид

1) $\mathbf{F}(y_1, t) = \mathbf{F}_5(y_5, x, t) = \mathbf{p}_1(t) = \mathbf{p}_1$,

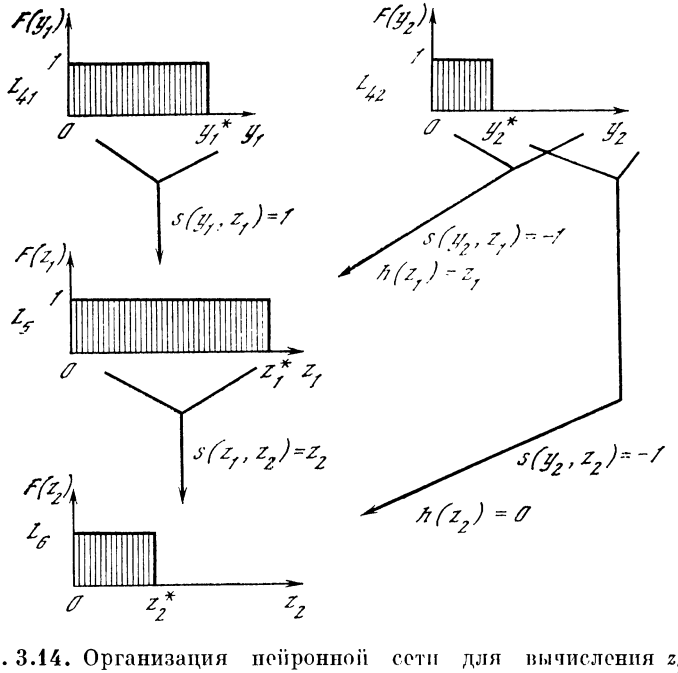


Рис. 3.14. Организация нейронной сети для вычисления $z_2^* = y_2^*/(y_1^* - y_2^*)$ (случай, когда сигналы поступают с уровня L_4, а не L_5)

$$\mathbf{F}(y_2, t) = \mathbf{F}_5(y_5, x, t - \tau) = \mathbf{p}_2(t) = \mathbf{p}_2,$$

где $\mathbf{p}_1$ и $\mathbf{p}_2$ — векторы возбуждения на входе сети (на L_5);

2) $\mathbf{F}(z_1) = \mathbf{p}_3$ — вектор возбуждения на L_6;

3) $\mathbf{F}(z_2) = \mathbf{p}_4$ — вектор возбуждения на L_7;

$\mathbf{p}_3 = \hat{C}_{13}\mathbf{p}_1 + \hat{C}_{23}\mathbf{p}_2 - \mathbf{i}$, где $\mathbf{i} = (1, 2, 3, \ldots, n)$,

$$\hat{C}_{13} = \begin{Vmatrix} c_{11}^{(1,3)} & c_{12}^{(1,3)} & \ldots & c_{1n}^{(1,3)} \\ \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ c_{n1}^{(1,3)} & c_{n2}^{(1,3)} & \ldots & c_{nn}^{(1,3)} \end{Vmatrix} \text{ и } \hat{C}_{23} = \begin{Vmatrix} c_{11}^{(2,3)} & c_{12}^{(2,3)} & \ldots & c_{1n}^{(2,3)} \\ \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ c_{n1}^{(2,3)} & c_{n2}^{(2,3)} & \ldots & c_{nn}^{(2,3)} \end{Vmatrix}$$

— матрицы связей уровней L_{51} и L_{52} с L_6;

$\mathbf{p}_4 = \hat{C}_{34}\mathbf{p}_3 + \hat{C}_{24}\mathbf{p}_2$, где $\hat{C}_{34}$ и $\hat{C}_{24}$ — матрицы связей L_6 с L_7 и L_{52} с L_7. В итоге получим $\mathbf{p}_4 = \hat{C}_{34}\mathbf{p}_3 + \hat{C}_{24}\mathbf{p}_2 = \hat{C}_{34}(\hat{C}_{13}\mathbf{p}_1 + \hat{C}_{23}\mathbf{p}_2 - \mathbf{i}) + \hat{C}_{24}\mathbf{p}_2 = -\hat{C}_{34}\mathbf{i} + \hat{C}_{34}\hat{C}_{13}\mathbf{p}_1 +$

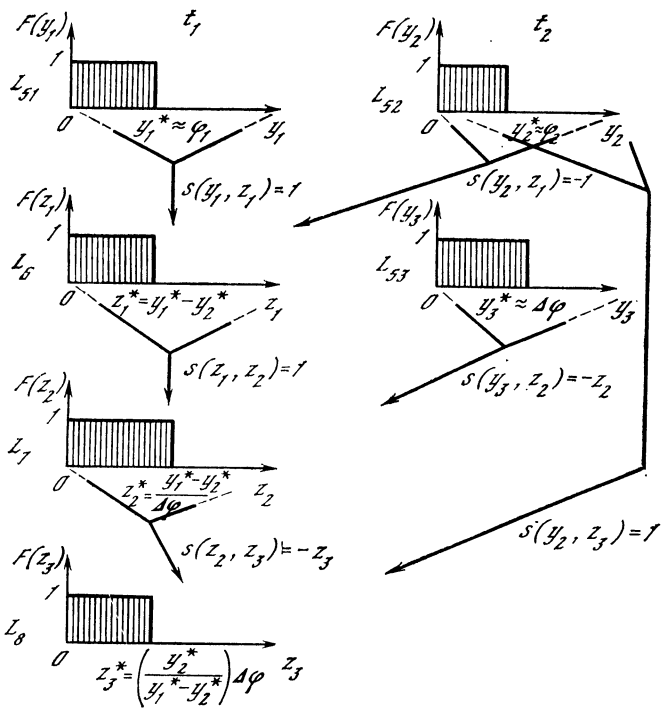


Рис. 3.15. Организация нейронной сети для вычисления $\operatorname{tg}\varphi_2$ при сканирующих движениях головой за время $\Delta t = t_2 - t_1$ на произвольный угол $\Delta\varphi$ в сторону источника звука, $z_3^* = \operatorname{tg}\varphi_2$

$+ \hat{C}_{34}\hat{C}_{23}\mathbf{p}_2 + \hat{C}_{24}\mathbf{p}_2$; $\mathbf{p}_4 = [\hat{C}_{34}\hat{C}_{13}]\,\mathbf{p}_1 + [\hat{C}_{34}\hat{C}_{23} + \hat{C}_{24}]\mathbf{p}_2 - \hat{C}_{34}\mathbf{i}$.

Последнее выражение показывает, каковы должны быть связи L_7 с L_5 для выполнения требуемой операции; необходимо, чтобы у вектора $\mathbf{p}_4$ компоненты с индексами $i \in [1, z_2^*]$ были равны единице, а с индексами $i \in [z_2^*, \infty]$ — равны нулю, и притом

$z_2^* = y_2^*/(y_1^* - y_2^*)$.

II. В том случае, когда вместо входного уровня используется не L_5, а L_4, где y_1^* — координата края возбужденной области, функции связей будут следующими (рис. 3.14): $s(y_1, z_1) = 1$, $s(y_2, z_1) = -1$; $s(z_1, z_2) = z_2$, $s(y_2, z_2) = -1$; $h(z_1) = z_1$.

Можно показать, что в этом случае координата края воз-

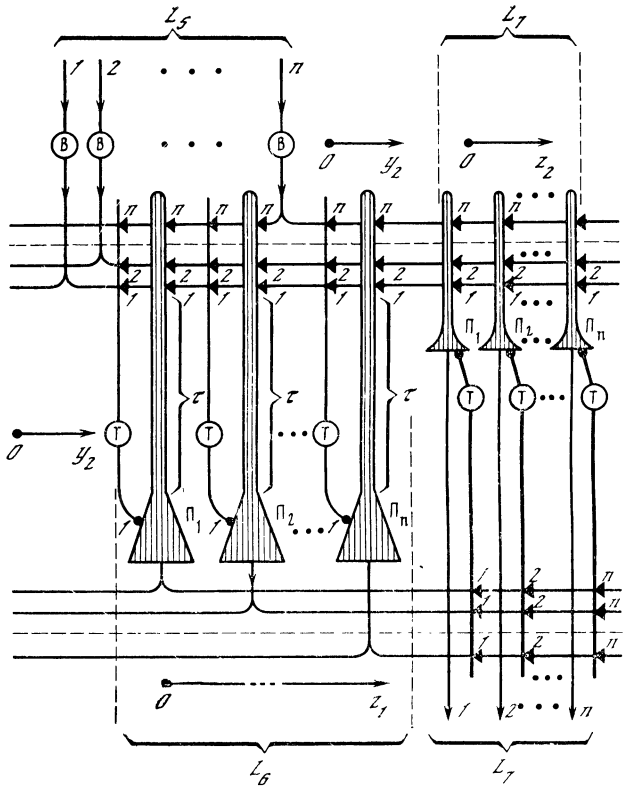


Рис. 3.16. Гипотетическая нейронная сеть для вычисления $y_2^*/(y_1^* - y_2^*) = y^*(t_1 + \Delta t)/(y^*(t_1) - y^*(t_1 + \Delta t))$

В — возбуждающие нейроны нижнего двухолмия; П — пирамидные, Т — тормозные нейроны коры, τ — задержки в апикальных дендритах ($\tau \gg \Delta t$)

бужденной области на L_7 — z_2^* будет $z_2^* = y_2^*/(y_1^* - y_2^*)$, где координаты y_1^* и y_2^* — соответственно координаты краев возбужденных областей на L_{41} и L_{42}. Слои L_{41} и L_{42} создаются функционально введением по одному из каналов связи L_4 с L_6 задержки τ, как в рассмотренном выше случае.

III. В случае, когда поворот $\Delta\varphi$ может принимать произвольные значения, величина $\Delta\varphi$ может быть замерена нейронными структурами и закодирована краем y_3^* на некотором нейронном слое (см. рис. 3.15). Полученная ве-

личина y_3^* используется затем в нейронной структуре (уровни L_5, L_6, L_7, L_8 на рис. 3.15) для точной оценки tg φ: $\operatorname{tg}\varphi = (y_2^*/(y_1^* - y_2^*))\Delta\varphi = y_2^* : (y_1^* - y_2^*)\, y_3^*$. Функции связей между уровнями должны быть выбраны следующими: $s(y_1, z_1) = 1$; $s(y_2, z_1) = -1$; $s(z_1, z_2) = 1$; $s(y_3, z_2) = -z_2$; $s(z_2, z_3) = -z_3$.

На рис. 3.16 показана гипотетическая нейронная сеть, которую можно предполагать оканчивающейся на уровне пирамидных нервных клеток слуховой коры мозга. Уровень L_5 здесь — нервные клетки нижнего двухолмия, уровни L_6 и L_7 — пирамидные клетки, соответственно располагающиеся в центральных (имеющие длинный апикальный дендрит, создающий задержки τ) и дорзальных (имеющие короткий апикальный дендрит, создающий незначительные задержки) отделах коры. Изображенная сеть, при условии задания функций связи между уровнями так, как указано в разд. 3.3.3, будет вычислять оценку направления на источник по величинам относительных разностей амплитуд при двух направлениях на источник звука, отличающихся на Δφ. Получаемая оценка не будет зависеть от интенсивности звука и расстояния до источника звука. Тем самым повысится разрешающая способность системы оценки направления на источник звука.

3.3.4. Нейронные структуры второй подсистемы

Обработка информации о коротких звуках или участках резких изменений амплитуды в длительных сигналах осуществляется в два этапа. На первом этапе производится монауральная обработка, в результате которой формируется результирующая посылка импульсов. Момент появления импульсной посылки на выходе сравнивающего блока бинауральной обработки определяется двумя параметрами звука: моментом его прихода к одному из ушей и амплитудой. На этапе бинауральной обработки осуществляется точное вычисление интерауральной разности результирующих моментов. По величине этой разности делается суждение о направлении на источник звука.

I. Кодирование крутизны фронта звуковых импульсов. При восприятии быстропротекающих процессов основная мембрана и рецепторы представляются в виде набора инерционных звеньев, постоянная времени которых возрастает вдоль оси x (ось x соответствует продольному направлению мембраны от базального к апикальному кон-

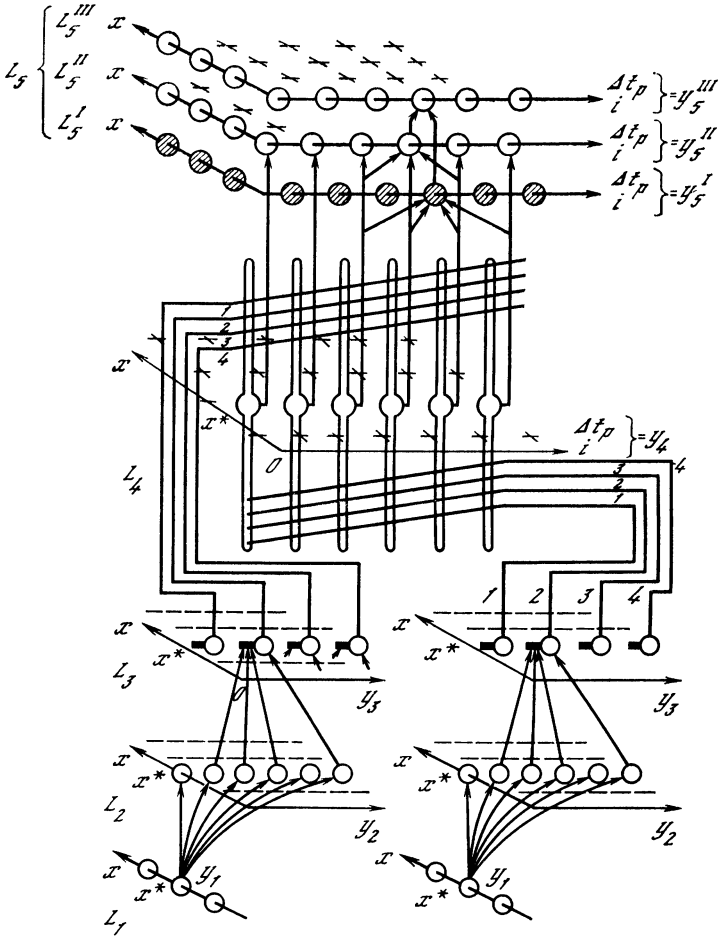


Рис. 3.17. Модель бинауральных нейронных структур слуховой системы, оценивающих направление на источник коротких звуков

цу) [111]. На выходе каждого звена возникает электрический потенциал, пропорциональный величине отклонения соответствующего участка мембраны. Таким образом, на первом уровне L_1 звуковой сигнал распределяется по множеству параллельных каналов, различающихся лишь инерционностями элементов на их входах. Информация о разных (по крутизне и длительности) звуковых импульсах передается разными группами каналов (рис. 3.17).

II. Кодирование интенсивности. На L_2 происходит преобразование «интенсивность — место» (позиционное кодирование интенсивности). От каждого рецептора на уровне L_1 связи идут к группе нейронов на L_2. Нейроны упорядоченно расположены в направлении возрастания порогов и образуют «строку» (рис. 3.17) на двумерном слое (x, y_2), где x — направление изменения частотных свойств входного преобразователя, а y_2 — направление изменения порогов. Каждый элемент L_2 отвечает на звуковой импульс только одним импульсом — работает в дискретном режиме. Реакция L_2 на передний фронт звукового сигнала состоит в распространении возбуждения вдоль «строки» со скоростью, пропорциональной крутизне фронта сигнала.

III. Кодирование максимумов крутизны. Нейроны L_3 — детекторы определенного закона движения возбуждения по строкам L_2. Их функция состоит в том, чтобы определить координату y_2 участка строки, в котором скорость распространения возбуждения на L_2 достигает максимума. Значение y_3 определяет при этом амплитуду точки наибольшей крутизны на фронте звукового сигнала. Волокна от элементов L_2 с различными порогами h подходят к локальным расширениям дендритных ветвлений элемента L_3. Для срабатывания элемента слоя L_3 необходимо, чтобы к соме одновременно пришли импульс с дендрита и от синапса Хельда (рис. 3.18). На пути импульса, возникшего в начале дендрита и движущегося к соме, расположено несколько локальных расширений. Прохождение импульса через локальное расширение дендрита существенно облегчается (ускоряется), если в расширения синхронно с приходом переднего фронта импульса подаются возбуждающие синаптические токи. Иными словами, каждое ветвление представляет собой управляемую линию задержки [4], скорость распространения по которой зависит от количества локальных расширений и временной организации синаптических импульсов, которые на эти расширения поступают. Поэтому каждый элемент L_3 является детектором определенной временной организации ансамбля импульсов, поступающих на его дендриты.

Для определения на фронте звукового сигнала ординаты точки максимальной крутизны нужно определить место наибольшей скорости движения возбуждения по «строке» нейронов L_2. Локальные расширения на дендрите нейрона-детектора L_3 расположены так, что отрезки дендрита между ними монотонно уменьшаются (или моно-

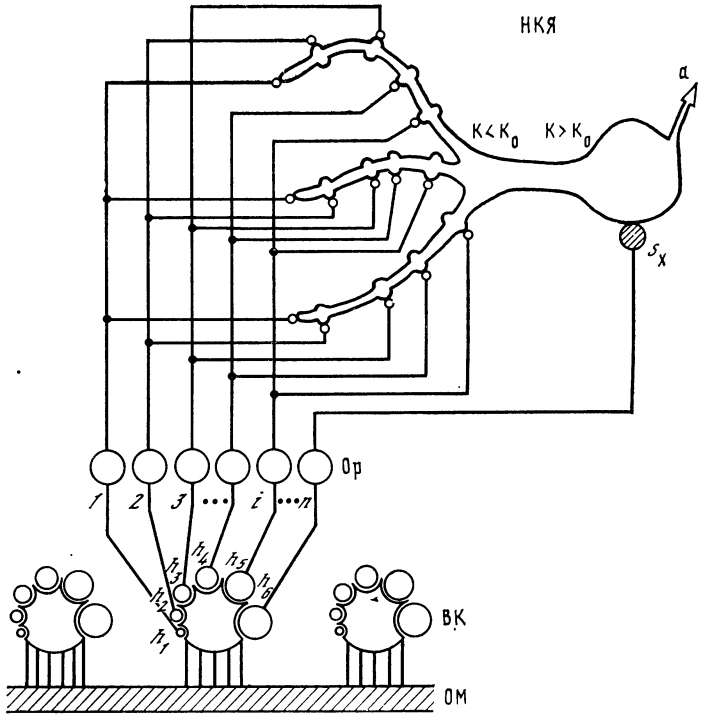


Рис. 3.18. Схема связей рецепторов — внутренних волосковых клеток — ортонейронов спирального ганглия, различающихся порогами срабатывания $h_i < h_{i+1}$, и нейрона передней части переднего вентрального кохлеарного ядра, являющегося по гипотезе детектором крутизны фронта звукового импульса

НКЯ — нейрон кохлеарного ядра, а — аксон, S_X — синапс Хельда; Ор — ортонейроны, ВК — внутренние волосковые клетки, ОМ — основная мембрана улитки

тонно возрастают диаметры этих отрезков и т. д., см. рис. 3.19). Совпадения моментов прихода на локальное расширение распространяющегося по дендриту и поступающего от синапса импульсов будет происходить только в нейроне L_3, расположенном над тем участком строки L_2, на котором скорость движения возбуждения близка к максимуму. В итоге координата y_3 сработавшего элемента на L_2 будет пропорциональна ординате точки максимальной крутизны на переднем фронте звукового сигнала или его амплитуде. В случае нескольких ответвлений нейрон отвечает

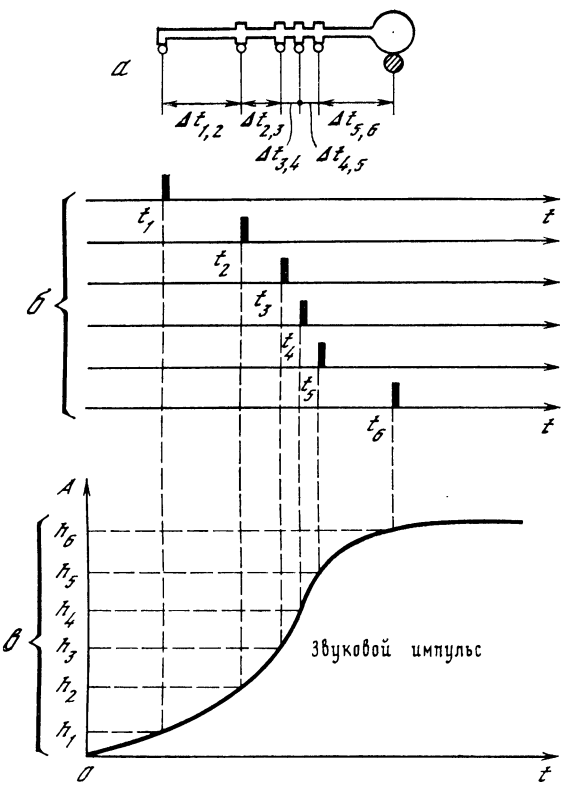


Рис. 3.19. Пояснение принципа работы нейрона-детектора, выделяющего определенную ординату точки перегиба фронта импульса

а — нейрон-детектор; *б* — моменты срабатывания ортонейронов; *в* — пороги ортонейронов 1—6; Δt — время прохождения нервным импульсом участка дендрита между двумя входами — синапсами — при условии своевременной активации синапсов, управляющих снижением задержки в локальных расширениях

на одну и ту же амплитуду при разных крутизнах переднего фронта.

IV. Перекодирование амплитуды в опережение. Детекторы задержки. На дендритах уровня L_4 осуществляется перекодирование амплитуды звука в дополнительную задержку. Для этого связи элементов L_3 с элементами L_4 организованы следующим образом: чем больше координата y_3 нейрона L_3, тем ближе к соме нейрона L_4 на его дендрит поступает импульс от нейрона L_3. Таким образом,

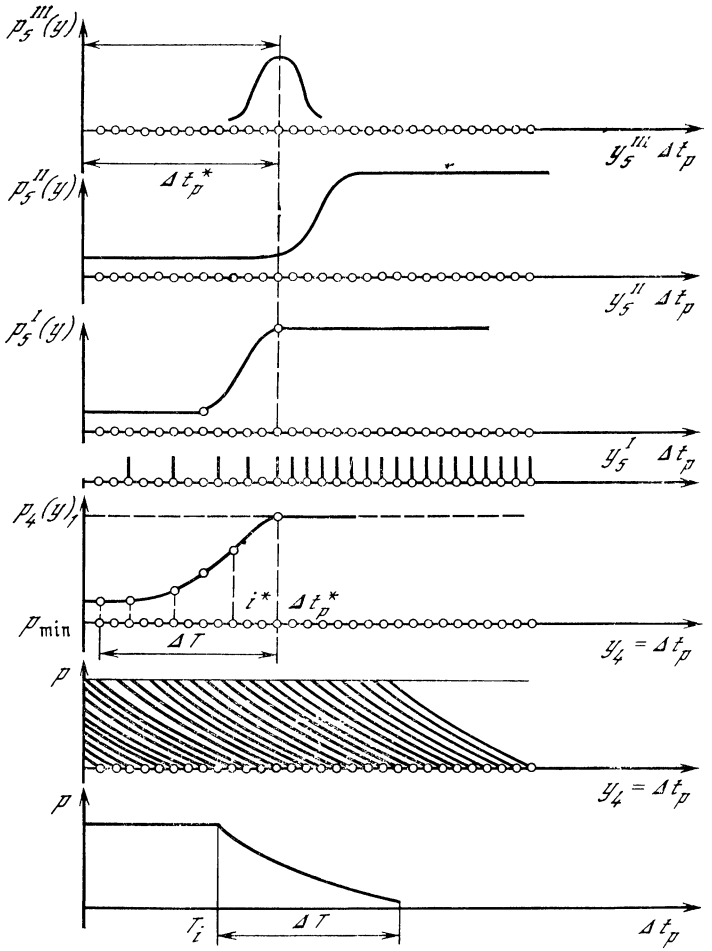


Рис. 3.20. Схематическое изображение распределений вероятностей ответов элементов на слоях L_4 и L_5 модели

p — вероятность ответа одного элемента как функция величины задержки в моментах прихода к этому элементу импульсов; Δt — задержка в моментах прихода импульсов; $p_4(y_4)$ — распределение вероятностей ответов элементов уровня L_4, $p_5^{I}(y)$ — элементов уровня L_5^{I}, $p_5^{II}(y)$ — элементов уровня L_5^{II}, $p_5^{III}(y)$ — выходных элементов уровня L_5^{III}

время распространения импульса по дендриту до сомы элемента L_4 зависит от амплитуды входного сигнала: чем больше амплитуда, тем меньше время распространения.

В итоге на выходе дендрита (на входе в сому) нейрона L_4 импульс появляется в некоторый результирующий момент, равный сумме двух величин: 1) момента достижения максимальной крутизны передним фронтом звукового сигнала и 2) времени распространения импульса по дендриту элемента L_4 до сомы. Результирующий момент представляет собой обобщенный параметр сигнала, зависящий от момента его прихода к уху и от интенсивности этого сигнала.

Каждый элемент L_4 отвечает с вероятностью, равной единице, если разность результирующих моментов $\Delta t_р$ прихода к нему сигналов справа и слева меньше нуля: $\Delta t_р = t_р^п - t_р^л < 0$. Вероятность ответа элемента монотонно убывает с увеличением $\Delta t_р$. За счет разных длин линий задержек справа и слева у элементов с разными координатами y_4 осуществляется сдвиг по оси $\Delta t_р$ указанных характеристик на величину, пропорциональную y_4 (рис. 3.20). В итоге получим следующее распределение вероятностей ответов нейронов-элементов L_4 вдоль y_4: вероятность ответа элемента равна единице, когда его координата y_4 удовлетворяет условию $\Delta t_р \leqslant y_4$, и монотонно убывает при $\Delta t_р > y_4$ (рис. 3.20). Информация о направлении на источник звука связана, следовательно, с положением на оси y_4 области изменения вероятности ответов элементов L_4 от нуля до единицы.

V. Детекторы направления на звук. На L_5 выполняются две операции: сужение зоны неопределенности (т. е. увеличение крутизны кривой, описывающей распределение вероятностей ответов элементов (рис. 3.20), и выделение координаты y^* по оси y_4, при которой максимальна крутизна этой кривой. Обе эти операции осуществляются за счет механизмов латерального торможения [46]. В результате на L_5 возникает локальная область возбуждения. Положение этой области y_5^* по оси y_5 определяет направление на источник звуковых импульсов, а размеры области — на точность определения направления. Положение и размеры возбужденной области по оси x представляются видом звукового сигнала — его крутизной и длительностью.

3.3.5. Нейронные механизмы определения расстояния до источника звука

Направление φ на источник продолжительного звука, расстояние R до него, амплитуды $A_л$ и $A_п$ звуков, приходящих соответственно на левый и правый точечные приемники, связаны следующим соотношением [46]:

$$A_п/A_л = \sqrt{1 - \frac{d}{R}\sin\varphi + \frac{d}{4R^2}} \Big/ \sqrt{1 + \frac{d}{R}\sin\varphi + \frac{d^2}{4R^2}},$$

где d — расстояние между приемниками. Отсюда получаем $\sin\varphi = (d/4R + R/d)$ $((A_л^2 - A_п^2)/(A_л^2 + A_п^2)$, т. е. направление пропорционально относительной разности интенсивностей (квадрат амплитуды равен интенсивности) на правом и левом приемниках.

Оценка направления φ^*, получаемая на уровнях L_4 и L_5 подсистемы анализа продолжительных звуков, пропорциональна относительной разности интенсивностей $\varphi^* = (A_л^2 - A_п^2)/(A_л^2 + A_п^2)$. Поэтому $\sin\varphi = (d/4R + R/d)\varphi^* = k(R)\varphi^*$. Для определения R (или однозначной функции расстояния $k(R) = (d/4R + R/d)$) необходимо знать либо φ и оценку φ^*, либо две оценки φ_1^* и φ_2^* при двух разных направлениях φ_1 и φ_2 на источник звука. По-видимому, информация о расстоянии может быть получена за счет сканирования (поворота на малый угол $\Delta\varphi$) системой в сторону источника звука. В этом случае будем иметь соотношения $\varphi_1^*(x) = 1/k(R)\sin\varphi_1$, $\varphi_2^*(x) = 1/k(R)\sin\varphi_2$, $\varphi_1 = \varphi_2 + \Delta\varphi$.

Решив эти уравнения относительно $k(R)$, получим $k^2 = \sin^2\Delta\varphi/(\varphi_1^{*2} + \varphi_2^{*2} - 2\varphi_1^*\varphi_2^*\cos\Delta\varphi)$. Таким образом, задача определения расстояния сводится далее к реализации на нейронных слоях операций, вычисляющих $K(R)$. Операции следующие:

1. Позиционное кодирование информации об оценке φ^* направления φ на источник звука местом края возбужденной на L_1 области. Элементы L_1 имеют релейный тип ответа. (L_1 — здесь проекция слоя L_4 подсистемы анализа длительных звуков.)

2. Операция $\sin^2\Delta\varphi$ и позиционное кодирование информации о величине $\sin^2\Delta\varphi$ местом края возбужденной области на L_0'. Функция связи $s(y_0, y_0')$ уровней L_0 и L_0'

имеет вид [1]

$s(y_0, \quad y_0') = (\sin^2 \Delta\varphi)' \Delta\varphi - y_0'\sigma(y_0) = 2\cos\Delta\varphi \sin\Delta\varphi - y_0'\sigma(y_0) = \sin 2\Delta\varphi - y_0'\sigma(y_0)$.

3. Операция $y_0''^* = 1/\cos\Delta\varphi$, где y''^* — координата края возбужденной области на L_0''. Функция связи $s(y_0, y_0'')$ уровней L_0 и L_0'' имеет вид $s(y_0, y_0'') = -\sin\Delta\varphi/\cos^2\Delta\varphi - y_0''\sigma(y_0)$.

4. Операция задержки выходного сигнала слоя L_1 на τ, производимая элементами L_2.

5. Операция $y_3^* = y_0''^*/2y_1^* = 1/2\cos\Delta\varphi\varphi_1^*$, где координата края возбужденной области на L_3. Функция связей уровней L_0'' и L_3, а также уровней L_1 и L_3 соответственно $s(y_0'', y_3) = s_0$; $s(y_1, y_3) = -2s_0y_3$.

6. Операция $y_4^* = y_2^*/y_3^* = y_2^*/(1/2\cos\Delta\varphi\varphi_1^*) = 2\varphi_1^*\varphi_2^*\cos\Delta\varphi$, где y_4^* — координата края возбужденной области на L_4. Функции связей $s(y_2, y_4) = s_0$, $s(y_3y_4) = -s_0y_4$.

7. Операция $y_5^* = y_1^{*2} + y_2^{*2} - y_4^* = \varphi_1^{*2} + \varphi_2^{*2} + 2\varphi_1\varphi_2\cos\Delta\varphi$, где y_5^* — координата края возбужденной области на L_5. Функции связей $s(y_1, y_5) = 2y_1$, $s(y_2y_5) = 2y_2$; $s(y_4, y_5) = -1$. Пороги элементов L_5 монотонно возрастают вдоль y_5.

8. Операция $y_6^* = y_0'^*/y_5^* = \sin^2\Delta\varphi/(\varphi_1^{*2} + \varphi_2^{*2} - 2\varphi_1^*\varphi_2^*\cos\Delta\varphi$ где y_6^* координата края возбужденной области на L_6. Функции связей $s(y_0', y_6) = s_0$, $s(y_5y_6) = -s_0y_6$.

Результат операции 8 существует в течение времени Δt после поворота системы приемников на $\Delta\varphi$. В остальное время ответ элементов L_6 отсутствует.

При малых величинах $\Delta\varphi$ выражение для $k^2(R)$ упрощается: $k^2(R) \simeq \Delta\varphi^2/(\varphi_1^{*2} + \varphi_2^{*2} - 2\varphi_1^*\varphi_2^*) = |\Delta\varphi|^2/|(\varphi_1^* - \varphi_2^*)^2|$. Реализация этой операции осуществляется на четырех слоях. Операции следующие: L_0 — кодирование краем y_0^* величины $|\Delta\varphi|$, L_3 — операция деления $y_0^*/y_1^*|$, L_2 — операция кодирования краем y_1^* величины $|\varphi_1^* - \varphi_2^*|$, L_1 — кодирование $|\varphi_1^* - \varphi_2^*|$ числом возбужденных элементов. Далее, приравнивая выражение

[1] О выборе функций связи см. разд. 7.3.

$k\,(R) - (d/4R) - (R/d)$ нулю, получаем квадратное уравнение относительно R: $R^2 - k^2dR + d^2/4 = 0$, где $k = |\,\Delta\varphi\,|/|\,\varphi_1^* - \varphi_2^*\,|$. Откуда определяется $R = (d/2)\,[|\,\Delta\varphi\,|/|\,\varphi_1^* - \varphi_2^*\,| \pm \sqrt{\Delta\varphi^2 / (\varphi_1^* - \varphi_2^*)^2 - 1}]$. Таким образом, рассмотренная последовательность операций на нейронных слоях приводит к получению оценки расстояния до источника продолжительных звуковых сигналов. Промежуточные результаты преобразований и оценка расстояния кодируются местом краев возбужденных областей на соответствующих слоях.

3.3.6. Физиологические основания для разработки модели бинаурального анализатора

Из физиологических соображений следует, что система оценки направления на источник звука должна располагать такими параметрами, как моменты прихода импульсов и их амплитуды (в эти моменты) на правом и левом входах. С другой стороны, имеются данные физиологов [1] о том, что разность амплитуд и моментов прихода звуков на правый и левый входы взаимозаменяемы. Таким образом, гипотезу об образовании в подсистеме анализа коротких звуков (на $L_3 - L_4$) единого параметра, определяемого моментом прихода и амплитудой сигнала, подкрепляют как физические соображения, так и данные физиологии.

Прямые экспериментальные данные, вскрывающие механизм оценки моментов прихода и амплитуды сигналов в бинауральном анализаторе, отсутствуют. Известно лишь следующее: а) на выходе мембраны фронт импульса имеет S-образную форму, т. е. содержит точку перегиба при ненулевой амплитуде; б) данные электрофизиологии [27] свидетельствуют о наличии в кохлеарных ядрах детекторов крутизны фронта звукового сигнала. Исходя из этих данных, было сформулировано предположение о том, что начало сигнала определяется по моменту наибольшей крутизны или максимуму первой производной переднего фронта этого сигнала на выходе мембраны улитки.

В подсистеме анализа коротких звуков используется представление о «принципе места» применительно к переработке информации об амплитуде сигнала [20]. Поскольку элементы системы не передают аналоговых величин (являются фазическими, т. е. отвечающими на стимул

одним-двумя импульсами), то тем весомее представляются доводы в пользу того, что оценка амплитуды производится числом возбужденных элементов. Вариантом такого представления и является преобразование «амплитуда — место», введенное в модели: чем больше возбуждено элементов, тем дальше сдвигается граница возбужденной области.

Представление об обработке информации на уровнях L_4 и L_5 основано на следующих фактах. По физиологическим данным ответ нейронов медиальных олив [1, 64] (аналогами которых являются элементы уровня L_4) на бинаурально предъявляемый стимул состоит в наличии или отсутствии выходного импульса. При изменении направления на источник звука меняется вероятность появления выходного импульса нейрона. Изменение вероятности ответа нейрона происходит на значительном временном интервале того же порядка, что и диапазон изменения интерауральной разности результирующих моментов. Поэтому нейрон медиальных олив можно рассматривать как первичный детектор направления с весьма пологой вероятностной характеристикой. Элементы именно такого типа располагаются на уровне L_4. Вследствие того что элементы L_4 не могут измерить Δt_p с достаточной точностью, возникает задача уровня L_5: обработать выходные сигналы элементов уровня L_4 так, чтобы повысить детерминированность результатов измерения. По электрофизиологическим данным повышение детерминированности наблюдается в ответах нейронов нижнего двухолмия. Эти нейроны имеют более резкое изменение вероятности ответа при изменении Δt_p, чем нейроны медиальных олив [1].

В результате обработки сигналов рецепторов в подсистеме анализа длительных звуков на уровне L_5 направление на источник звука определяет y_5^* — координата центра локальной возбужденной области по оси y_5, а разрешающую способность по углу — Δy (ширина этой возбужденной области). В случаях, когда на уровне L_5 возбужденная область получается слишком размытой и не обеспечивает нужную разрешающую способность, сигнал с выхода уровня L_5 может быть подвергнут дополнительной обработке на одном или нескольких слоях с латеральными связями. Эта обработка состоит в обострении возбужденной области (см. [22]). В рассматриваемой подсистеме направление на источник звука определяется путем измерения интерауральной разности интенсивностей

звука. Поэтому оценка разрешающей способности подсистемы может быть произведена, исходя из данных о дифференциальном пороге слуховой системы по интенсивности: минимальное значение дифференциального порога составляет 0,7 дБ. Различие в интенсивностях левого и правого сигналов на 0,7 дБ соответствует направлению на источник звука в 5° [66]. Эта величина совпадает с измеренной в психофизиологических экспериментах разрешающей способностью по углу [1].

В общем случае на входы бинаурального анализатора могут одновременно поступать несколько различных звуковых сигналов от нескольких источников. На уровне L_5 возникает тогда одна или несколько областей возбуждения, в зависимости от того, больше или меньше критического интервала (определяемого разрешающей способностью нейронной сети на L_5) расстояние между этими максимумами. Наличие нескольких возбужденных областей на уровне L_5 соответствует одновременному обнаружению нескольких источников звуковых сигналов.

Детекторы бинауральной разности фаз. Различные направления источника звука характеризуются тем, что фронт звуковой волны достигает одного и другого уха с некоторой задержкой во времени. При непрерывном сигнале этот временной сдвиг сводится к сдвигу по фазе колебаний, достигающих каждого уха.

Градуальные первичные детекторы бинаурального сдвига по фазе осуществляют преобразование фазового сдвига в амплитуду ответа. Один градуальный нейрон генерирует амплитуду сигнала, возрастающую с увеличением длительности сдвига.

Детекторы направления движения звука в пространстве. Детектирование направления движения звука осуществляется подключением детекторов направления звука к детекторам направления движения. Детекторы направления движения звука могут быть основаны на перекодировании бинауральной разницы интенсивности или бинаурального сдвига по фазе. Формирование селективности в отношении направления движения достигается анизотропным латеральным торможением между входами детекторов направления. В зависимости от направления передачи тормозящих влияний нейрон не отвечает тогда, когда сигнал перемещается в одном и том же направлении. Анизотропное латеральное торможение делает нейрон селективным к направлению движения звука.

Детекторы скорости движения звука. Подключение детекторов направления движения к градуальным детекторам скорости осуществляется с разными временами суммации. При этом в одном градуальном нейроне возникает сигнал, возрастающий по амплитуде с ростом скорости движения. В другом градуальном нейроне с возрастанием скорости амплитуда сигнала снижается. Таким образом, скорость движения звука превращается в вектор возбуждения градуальных нейронов. Селективные детекторы скорости стоят на выходе сети. Их ответы формируются из комбинаций возбуждений градуальных нейронов. В зависимости от скорости движения звука максимум возбуждения перемещается по цепочке детекторов скорости.

Нейроны, селективные в отношении пространственного положения акустического сигнала. В структурах, гомологичных заднему двухолмию млекопитающих, у совы находятся нейроны, селективно настроенные на разные комбинации значений азимута и склонения. Совокупность пространственно-селективных нейронов образует слуховую квазирецептивную поверхность, аналогичную зрительному пространству. Рецептивное поле подразделяется на возбуждающий центр и тормозную периферию аналогично тому, как это имеет место у концентрических рецептивных полей нейронов сетчатки. Нейрон отвечает на звук, исходящий из ограниченной области пространства.

Селективность нейронов по направлению достигается за счет селективности их реакций на бинауральную разницу в приходе сигналов к каждому уху. Здесь можно использовать уже описанную нейронную сеть. Сложнее решить вопрос о селективности в отношении склонения. Есть данные [3, 70], что слуховые проходы совы снабжены выступами. В одном ухе ослабляется сигнал, поступающий сверху, в другом — снизу, таким образом создается бинауральная разность сигналов, передающая информацию о склонении. Однако следует учитывать бинауральную разность интенсивностей, связанную с азимутом источника звука. Информация, содержащаяся в бинауральной разности фаз, может быть использована для компенсации бинауральной разности интенсивностей, зависящей от азимута источника звука. Таким образом, окончательно формируются два сигнала: сигнал склонения и сигнал азимута. Нейроны, селективные к определенной комбинации азимута — склонения, образуют систему детекторов, связанных между собой латераль-

ным торможением. Вклад латерального торможения образует тормозную зону рецептивного поля детектора.

3.4. Нейронные механизмы активной локации

3.4.1. Психофизиологические и электрофизиологические характеристики

Эхолокационные способности живых организмов (летучих мышей и дельфинов) интересны с точки зрения разработки или совершенствования технических систем активной локации. Для технических систем до сих пор остаются недостижимыми столь высокая помехоустойчивость и способности к обнаружению, дифференцировке и распознаванию при помощи ультразвуковой локации сложных объектов окружающей среды.

Летучие мыши. Летучие мыши излучают ультразвуковые сигналы в виде отдельных зондирующих импульсов, частота следования которых зависит от расстояния до препятствия или лоцируемого объекта. Для условий охоты выделяют три фазы эхолокации гладконосных летучих мышей: поисковая, фаза приближения, терминальная фаза [61].

В поисковой фазе летучая мышь, летая со скоростью три-четыре метра в секунду, испускает зондирующие импульсы длительностью $T = 2—3$ мс с частотой следования 10—20 импульсов в 1 с, интенсивностью 109 дБ на расстоянии 10 см от рта. Частота заполнения зондирующего импульса падает от его начала к концу на одну октаву [70].

В фазе приближения межимпульсные интервалы прогрессивно сокращаются так, что число и скорость следования импульсов увеличивается от 3 до 66 в 1 с. Продолжительность импульсов сокращается. Частота заполнения зондирующего импульса, так же как и в фазе поиска, падает на одну октаву на периоде T импульса.

В терминальной фазе летучая мышь находится в нескольких сантиметрах от добычи, $T = 0{,}3—0{,}5$ мс, частота следования импульсов — 200 в 1 с.

Увеличение скорости испускания импульсов, сокращение межимпульсных интервалов и временных интервалов между импульсом и эхом в фазе приближения и терминальной коррелирует с успехом добывания пищи [60, 88, 92, 93].

Нервные клетки слухового тракта летучих мышей обладают активностью при воздействии на уши летучей мыши тональным сигналом в диапазоне от 1 до 100 кГц. Однако большинство нейронов имеет характеристические частоты в области 50 кГц, которая является биологически наиболее оправданной. Изменение частоты на 1 кГц в этой области приводит к изменению порога клетки на 40 дБ. Чувствительность таких клеток резко увеличивается сразу же после прихода на рецепторы сильного излучаемого летучей мышью локирующего импульса. Таким образом, нейроны эхолокационной системы оказываются более чувствительными к той же частоте, что и излученный звук, т. е. способными анализировать слабый отраженный сигнал.

По современным представлениям, наибольшее значение в механизмах эхолокации имеют формантные, т. е. наиболее энергетически мощные, компоненты сигналов [29, 30, 31]. Показано также, что ориентация летучей мыши основана, в частности, на способности слуховой системы различать звуки (нужное эхо от посторонних шумов) по небольшой разнице в углах падения. Различие в углах падения звука к наружной плоскости ушной раковины, равное 15°, снижает порог на 15 дБ при частоте сигнала в 30 кГц и на 30 дБ при частоте сигнала в 60 кГц [12]. Анализ эхо-сигналов осуществляется в слуховой коре, содержащей пять различных областей.

Первая область слуховой коры содержит нейроны — селективные детекторы частот отраженного сигнала, лежащих в области сдвига Доплера на второй гармонике генерируемой частоты. Отдельные нейроны этой области селективно настроены на частоты, различающиеся на 20—30 Гц. Это соответствует тому, что каждый нейрон выделяет скорости движения относительно цели с точностью 5,6—8,4 $см \cdot с^{-1}$. По окружности зоны расположены нейроны-детекторы амплитуд отраженного сигнала, которые зависят от положения цели относительно диаграммы направленности излучаемого звука. Таким образом, селективные нейроны первой области отображают скорость и направление движения цели.

Вторая область коры содержит нейроны, селективно настроенные на время запаздывания эха, являющиеся вследствие этого детекторами расстояний. Среди нейронов-детекторов запаздываний есть нейроны, чувствительные к определенным комбинациям запаздываний и амп-

литуд эха. Эти нейроны выделяют объекты определенного размера.

Третья область содержит нейроны-детекторы комбинаций гармоник отраженного сигнала.

Четвертая область слуховой коры содержит нейроны-детекторы объектов, движущихся в горизонтальной плоскости.

Пятая область коры содержит нейроны-детекторы направлений на источник эха.

Таким образом, селективные детекторы извлекают из отраженного сигнала информацию об удалении, направлении, размере, скорости движения и направлении движения цели.

Дельфины. Эхолокатор дельфинов, так же как и летучих мышей, является весьма эффективным инструментом активного анализа окружающей среды [14]. Дельфин обладает следующими способностями: обнаруживает подводные объекты, размер которых в несколько раз меньше длины волны, соответствующей максимуму спектра зондирующего сигнала; различает и узнает объекты, отличающиеся по размеру на 2%, отличающиеся по материалу, форме и взаимному расположению элементов сложного объекта, приводящим к задержкам компонентов зондирующего импульса в 2—5 мкс; пеленгует звучащие источники с ошибкой до 1° при наличии помех, превосходящих сигнал на четыре порядка по мощности и расположенных на угловом расстоянии порядка 1°.

Дельфины, так же как и летучие мыши, используют частотно-модулированные лоцирующие сигналы. Диаграмма направленности излучения меняется (расширяется) за время излучения зондирующего импульса от 6 до 26°. При этом максимум диаграммы смещается влево от 1 до 5°. При этом частота меняется от 100 до 37 кГц [14].

3.4.2. Современные теории эхолокации

В настоящее время существует несколько «теорий», объясняющих активную акустическую ориентацию животных (обзор их дан в работе [14]). Различаются теории тем, что каждая из них касается рассмотрения какого-либо одного механизма, позволяющего животному оценивать направления и расстояния до объектов и различать их. Рассмотрим, как измеряются параметры объекта локации.

Расстояние. Информация о расстоянии до объекта со-

держится в следующих параметрах приходящего на уши сигнала:

1. Высота тона обусловлена временными задержками между эхопарами и импульсными парами сигналов. Расстояние до объекта обратно пропорционально такой высоте; чем больше высота, тем меньше расстояние до цели. При сближении с объектом высота возрастает (эффект Доплера), скорость изменения высоты максимальна в непосредственной близости от объекта [88, 92, 93].

2. Частота биений, возникающих при перекрытии во времени прихода на уши зондирующих импульсов и эхоимпульсов. При сложении двух таких частотно-модулированных импульсов возникают биения с частотой, пропорциональной расстоянию до цели [77, 78, 93, 94]. Таким образом, расстояние пропорционально пульсирующей частоте и пульсирующей интенсивности принимаемых сигналов [95].

3. Длительность временного интервала между исходящим и отраженным импульсами [63].

Направление. Информация о направлении на объект содержится в следующих параметрах бинауральных сигналов.

1. Разница биений сигналов в правом и левом ухе, возникающая при перекрытии во времени зондирующих и эхо-сигналов. Эта разница пропорциональна углу и не зависит от расстояния до объекта, что устраняет посторонний шум и повышает точность эхо-локации [77].

2. Бинауральная разность фаз пропорциональна направлению на объект.

3. Вследствие того что диаграмма направленности излучаемого зондирующего импульса расширяется от начала к концу импульса [12], информация о направлении на элемент объекта может кодироваться частотой спектральных компонентов эхо-сигнала.

Скорость относительного движения объекта. Информация о скорости содержится в изменении параметров сигналов, зависящих от эффекта Доплера: скорость сближения пропорциональна увеличению частоты биений.

Опознавание объекта. Очертания объекта, рельеф его отражающей поверхности сказывается на амплитудах частотных компонентов эхо-сигнала, в эхо-сигнале появляются частотные сдвиги при отражении от предмета, элементы которого находятся на разном расстоянии от

излучателя; сложение эхо-сигналов от объектов, находящихся на разных расстояниях и под разными направлениями, приводит к появлению биений [12].

3.4.3. Модельные представления о механизмах эхолокации

Задача эхолокационного обнаружения и распознавания различных объектов внешнего мира сводится к распознаванию спектральных и временных характеристик отраженных от объекта сигналов. В решении задачи анализа частотно-временных особенностей эхо-сигнала принимают участие все те подсистемы слухового анализатора, которые решают задачу пассивного монаурального и бинаурального опознавания сложных звуковых сигналов. Можно считать, что в различных условиях та или иная подсистема слухового анализатора может играть доминирующую роль в процессе эхо-локации объекта. В одних ситуациях информация о направлении и расстоянии до объекта может быть получена оценкой высоты тона, обусловленного временными задержками между эхо-парами и импульсными парами сигналов (о механизмах восприятия высоты см. [46]).

Механизм эхо-локации, основанный на восприятии биений, будет работать в том случае, когда будут перекрываться во времени ориентационные сигналы и эхо-сигналы. Бинауральные различия в интенсивностях и моментах прихода эхо-сигналов дадут информацию о направлении и расстоянии до объекта. Следствием эффектов, возникающих при расширении диаграммы направленности излучаемого сигнала, является возможность оценки направления и расстояния до объекта, а также оценки рельефа поверхности объекта и его поглощающих и отражающих акустический сигнал свойств. Рассмотрим нейронные механизмы работы системы активной локации.

Селективно-настроенные на определенную задержку во времени нейроны измеряют расстояние до цели без учета направления на нее. Комбинация детекторов расстояния и детекторов направления позволяет представить на квазирецептивной поверхности положение цели по азимуту и удалению. Возможной структурой нейронов, ответственных за этот процесс, является объединение двух анализаторов: удаления и направления. Анализатор удаления состоит из градуальных детекторов, реаги-

рующих на нарастание возбудимости и ее спад. Крик животного повышает возбудимость в одном канале и снижает в другом. Эффективность восприятия эха в результате этого определяется временем спада возбудимости в каждом канале.

Таким образом, эхо порождает вектор возбуждения, компоненты которого меняются с изменением интервала между моментами испускания локационного крика и прихода эха. Второй слой анализатора представлен селективными детекторами временных задержек, между которыми организовано латеральное торможение для обострения настройки. На рис. 3.21 изображен анализатор дальности — расстояния до объекта локации. Сигнал крика поступает по линии с низкой чувствительностью. Сигнал эха поступает от детекторов интенсивности, селективно настроенных на слабые сигналы. Таким образом, первый слой анализатора состоит из градуальных нейронов, синаптический вход которых в отношении слабых сигналов эха управляется криком по высокопороговому входу, а второй слой трансформирует вектор возбуждения в селективное возбуждение детектора задержки эха.

Кроме нейронов — селективных детекторов временной задержки между криком и эхом, имеются нейроны-детекторы амплитуд эха. На входе такой сети располагается набор детекторов интенсивности, каждый из которых подходит к детектору временной задержки. Вся сеть как целое кодирует местом положения максимума возбуждения временную задержку и амплитуду эха. Другим вариантом сети, кодирующей удаление и амплитуду эха, является сеть из детекторов, реагирующих на определенные комбинации удаления и амплитуды. Для этого детекторы интенсивности и детекторы временной задержки образуют комбинации возбуждений на детекторах более высокого порядка, которые настроены на определенные соотношения удаления и амплитуды сигнала (рис. 3.22). Если временная задержка однозначно отражает удаление цели, то амплитуда эха зависит от 1) размера объекта, 2) свойств отражающей поверхности объекта, 3) положения объекта относительно диаграммы направленности излучателя.

В том случае, когда информация о направлении на цель и свойствах поверхности цели может быть получена по другим каналам, амплитуда отраженного сигнала однозначно передает информацию о размерах объекта. Информацию о свойствах поверхности можно получить из

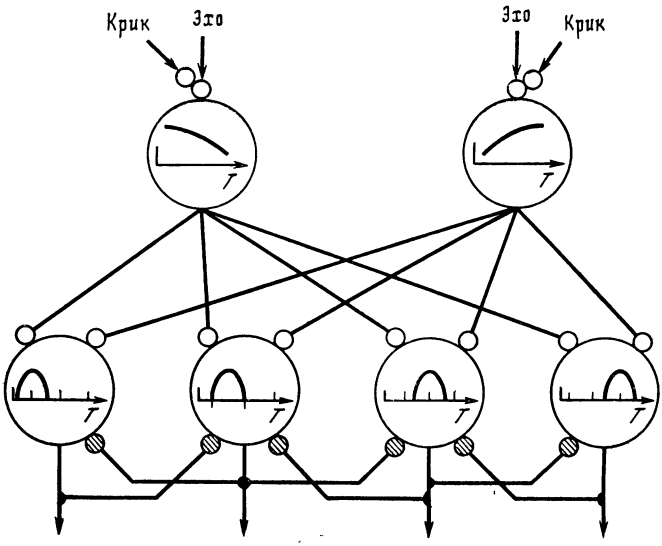


Рис. 3.21. Анализатор удаления

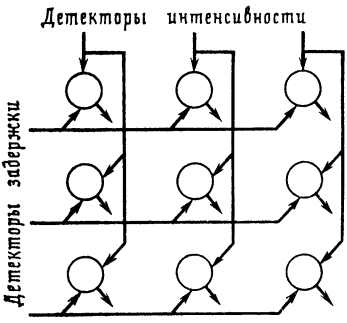


Рис. 3.22. Анализатор удаления—размера

соотношения спектральных составляющих отраженного сигнала. Амплитуда отраженного сигнала характеризует размеры объекта. Таким образом, сеть селективных по амплитуде и времени задержки нейронов, взаимодействуя с детекторами направления и детекторами соотношения гармонических составляющих эха, является классификатором объектов по их удалению и размерам.

Детектирование направления звука при эхолокации осуществляется так же, как и при обычной пассивной локации. Отличие состоит в том, что источником звука служит не сам объект, а эхо, возникающее при облучении объекта ультразвуковой посылкой. Информация о направ-

лении на источник звука может быть получена либо за счет разности фаз прихода звуковых колебаний в каждое ухо, либо за счет бинауральной разности звуковых давлений. На частотах ниже 3 кГц используется механизм измерения бинауральной разности фаз. На частотах выше 3 кГц определение направления производится за счет измерения бинауральной разности звуковых давлений. Летучая мышь определяет направление на частоте излучения второй гармоники основной частоты крика, равной 60 кГц. Это означает, что информация о направлении извлекается из бинауральной разницы расстояний. Нейронная сеть детектирования направления состоит из первичных детекторов градуального типа, реакции которых определяются разностью звуковых давлений у каждого уха. Реакции градуальных детекторов интенсивности одного уха вычитаются из реакций таких же детекторов другого уха. В результате вырабатывается вектор возбуждения, кодирующий азимут цели. Слой вторичных селективных детекторов содержит нейроны, селективно-настроенные на разные направления. При изменении направления на объект максимум возбуждения смещается по набору вторичных детекторов (рис. 3.23).

Из детекторов удаления и детекторов направления строятся детекторы комплекса свойств — направления и удаления. Эти детекторы, образующие квазирецептивную поверхность отображения цели по азимуту и удалению в горизонтальной плоскости (рис. 3.24), позволяют непрерывно следить за целью. При сближении с целью происходит ее отображение на некотором нейронном слое в точку, соответствующую нулевым значениям азимута и расстояния до цели.

Из детекторов положения цели по удалению и направлению формируется следующий уровень обработки в виде чувствительных к движению объекта детекторов скорости и направления движения. Такой детектор возбуждается при смещении цели по квазирецептивной поверхности удаления-направления. Квазирецептивная поверхность отображения скорости движения на основе детекторов удаления-направления характеризуется тем, что определение скорости движения зависит от направления и скорости полета, поскольку в этой системе используются эхо-сигнал и бинауральная разность давлений. Кроме того, существует специальная система детекторов скорости сближения, состоящая из нейронов, селективных к

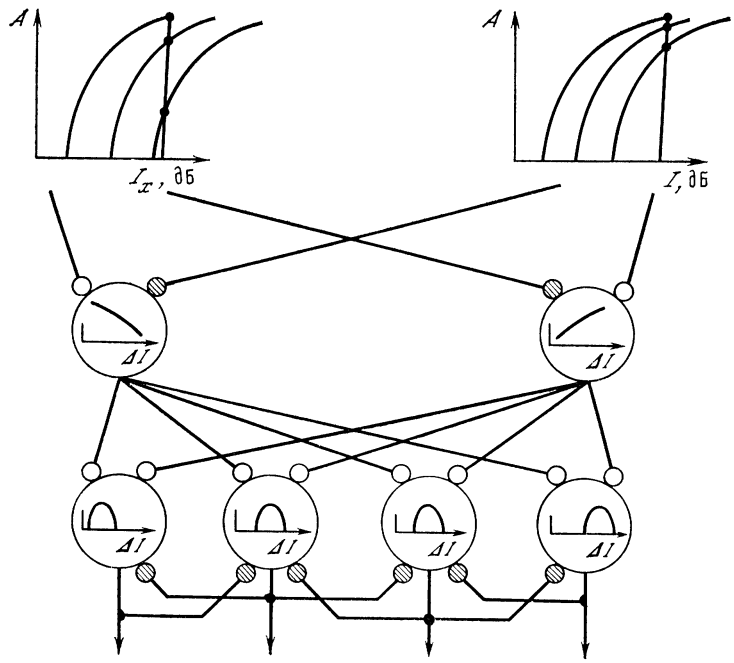


Рис. 3.23. Анализатор направления

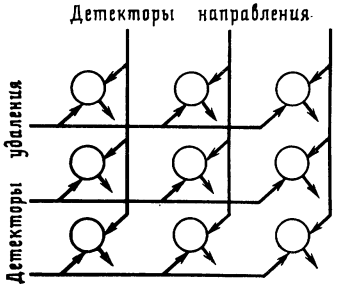


Рис. 3.24. Анализатор удаления—направления

сдвигу Доплера на второй гармонике излучаемого сигнала. Первый слой анализатора доплеровского сдвига представлен нейронами, градуально чувствительными к частотам в диапазоне второй гармоники излучаемого сигнала. Вторичные детекторы анализатора доплеровского сдвига настроены селективно на разные частоты в диапазоне 61—63 кГц. При изменении скорости сближения с целью максимум возбуждения с одного детектора перемещается на другой (рис. 3.25). Для определения цели по

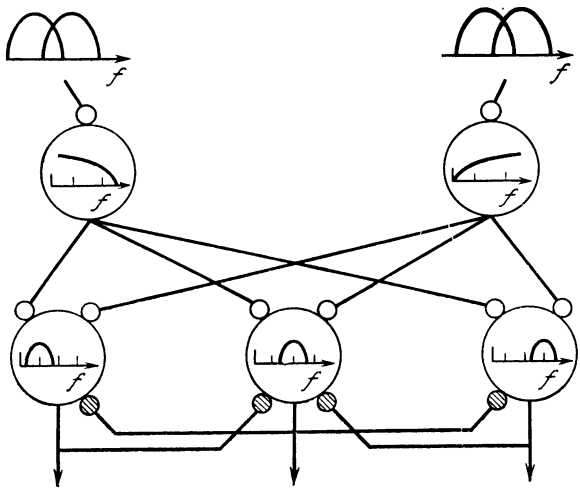


Рис. 3.25. Анализатор скорости сближения с целью

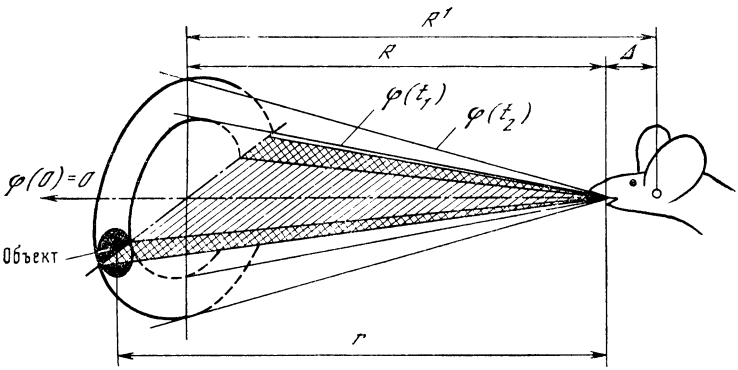


Рис. 3.26. Изменение диаграммы направленности $\varphi(t)$ излучаемого сигнала

свойствам ее поверхности служат нейроны, селективно реагирующие на определенные соотношения гармоник в составе эха.

Анализатор комбинаций гармоник в эхо-сигнале состоит из нейронов-детекторов частотных областей трех или четырех гармонических составляющих. Далее следует слой первичных детекторов, градуально отвечающих на определенные комбинации гармоник. Слой вторичных детекторов выделяет комбинации гармоник.

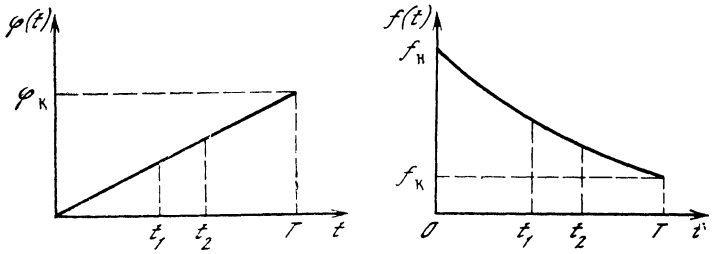


Рис. 3.27. Зависимость диаграммы направленности φ (*t*) от времени

Т — продолжительность зондирующего импульса; t_1 — момент, когда диаграмма направленности касается объекта; t_2 — момент, когда диаграмма направленности полностью захватывает объект

Рис. 3.28. Зависимость частоты излучаемого сигнала *f* (*t*) от времени

Т — продолжительность зондирующего импульса

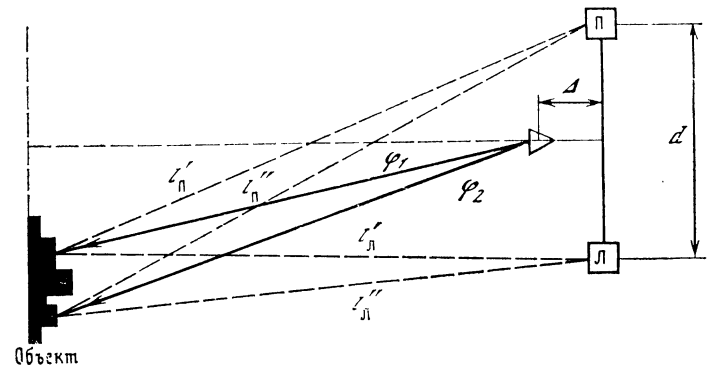


Рис. 3.29. Эхолокация объекта с отражающей поверхностью, имеющей сложный рельеф

Рассмотрим теперь более детально механизмы работы системы активной локации в процессе излучения зондирующего импульса и приема эхо-сигнала. Особое внимание будем обращать при этом на эффекты, обусловленные изменением на интервале излучения зондирующего импульса диаграммы направленности.

Принцип работы системы следующий. Угол раскрыва диаграммы направленности φ (*t*) на интервале излучения зондирующего импульса $T = t_к - t_н$ монотонно возрастает от $\varphi_н$ до $\varphi_к$ (н — начальное, к — конечное значения) (рис. 3.26 и 3.27). Частота излучения *f* меняется (убывает)

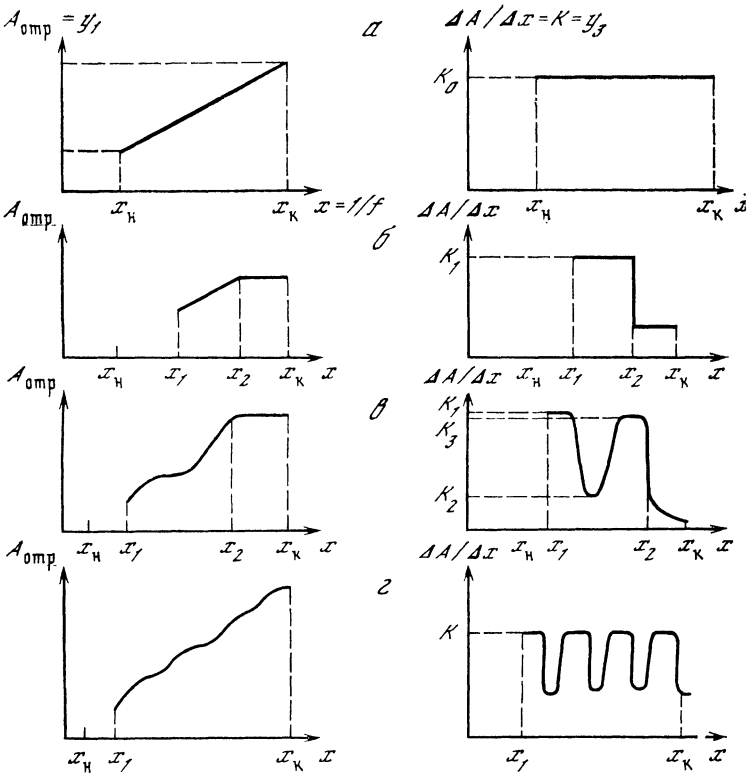


Рис. 3.30. Характеристика отраженного сигнала на L_1 и L_3 модели

от $f_н$ до $f_к$ (рис. 3.28). В момент t_1 край диаграммы направленности касается объекта, в момент t_2 угол раскрыва диаграммы становится шире, чем максимальное угловое направление на внешнюю образующую объекта (рис. 3.26). На интервале времени (t_1, T), которому соответствует отрезок частотный оси (f_1, $f_к$), существует отраженный от объекта сигнал. Амплитуда отраженного сигнала на интервале частот ($f_н$, f_1) равна нулю. Начиная с $f(t_1) = f_1$, амплитуда возрастает. При $f(t_2) = f_2$ амплитуда отражения меняется, так как объект целиком находится в зоне диаграммы направленности излучения.

Характер изменения амплитуды отраженного сигнала на временном интервале (t_1, t_2) или соответствующем ему интервале частот (f_1, f_2) определяется отражающей способ-

ностью соседних (в направлении от ближнего края объекта к дальнему относительно центральной оси излучения) участков объекта — рельефом его поверхности (рис. 3.29).

На рис. 3.30 показан качественный вид зависимости амплитуды A (t) и градиента амплитуды dA/df отраженного от разных объектов сигнала: *а* — отражение от бесконечной плоскости; $\Delta A/\Delta x = k$ характеризует расстояние r до объекта; *б* — отражение от плоскости ограниченных угловых размеров (φ_1, φ_2); *в* — отражение от объекта, поверхность которого имеет сложный рельф; $k_1, k_2, \ldots k_k$ характеризуют расстояния до различных точек объекта.

Эхо-локационный процесс состоит из двух этапов.

I. Предварительное определение направления φ на объект и расстояния r до него; поворот головы в сторону объекта на угол φ — ориентация на объект.

II. Определение размеров объекта; определение относительной скорости движения объекта; опознавание объекта — формы и его акустических свойств (отражающей способности, собственных частот колебаний объекта и т. п.)

Перейдем к рассмотрению нейронных структур, обеспечивающих получение информации о направлении на объект, расстоянии до него и его форме (рельефе отражающей поверхности объекта, его размерах).

3.4.4. Нейронная организация системы активной локации

В модельном представлении система активной локации представляет собой многослойную нейронную структуру, характеризующуюся следующими свойствами.

1. Эхо-локация основана на сопоставлении поступающего через внешнюю среду эхо-сигнала с поступающим непосредственно от голосовых центров или связок «образом» излученного сигнала.

2. Информация о параметрах объекта кодируется местом и размерами возбужденных областей на нейронных слоях модели.

3. Точность определения параметров объекта в модели зависит от числа элементов на слое и нестабильности элементов.

Первые пять уровней обработки отраженного от объекта сигнала — это нейронные уровни $L_1 — L_5$ системы пассивной локации [46]. Шестой L_6 и седьмой L_7 уровни

отображают информационные процессы, происходящие при эхо-локации в слуховых отделах пирамидной коры.

Шестой уровень L_6 предназначен для определения расстояния до объекта и представляет собой двумерный слой с координатами x, y (x — ось частот, y — ось, вдоль которой увеличиваются задержки в проведении импульсов). На L_6 расположены нейроны — пороговые элементы (пороги одинаковы и равны единице). Строение L_6 приведено на рис. 3.31. Элементы L_6 выполняют функцию линии задержек.

Седьмой уровень L_7 производит оценку расстояния до объекта и формы объекта (рельеф его отражающей поверхности). На L_7 располагаются элементы — детекторы совпадения «И» или пороговые элементы с порогом $h \leqslant 2$ (рис. 3.32). На каждый элемент L_7 поступают сигналы от L_5 и L_6 в соответствующих частотных каналах x.

В отличие от процесса пассивной локации при активной локации операции на уровнях L_1 — L_5 модели имеют иной смысл.

Динамика изменения сигналов в каналах x_i на L_1 или динамика изменения конфигурации возбужденной области на L_2 характеризует свойства лоцируемого объекта: его форму, акустическую прозрачность и отражательную способность его частей, рельеф отражающей поверхности и т. п.

Вид $y^*(x)$ края возбужденной области на L_3 на интервале (x_1, x_k) характеризует акустическую отражательную способность облучаемой поверхности объекта (рис. 3.29). Таким образом, элементы L_3 становятся теперь «детекторами» градиента изменения амплитудных компонентов спектра отраженного сигнала в направлении убывания частотных составляющих спектра, т. е. детекторами положительных значений $k = \Delta A/\Delta x = \Delta A/\Delta (1/f) = -f^2 (\Delta A/\Delta f)$, где $A = A(f)$ — амплитуда частотного компонента f в спектре отраженного сигнала. Элементы L_3 являются теперь локальными детекторами скорости изменения частоты.

Координата x_1 (рис. 3.30) ближнего к началу координат края возбужденной области на уровнях L_1 — L_7 определяет угол направления по касательной до ближнего края объекта от излучателя. Координата $y^*(x)$ края возбужденной области в соответствующем канале x уровня L_5 определяет направление на соответствующий элемент облучаемой поверхности объекта. Координата x^* центра

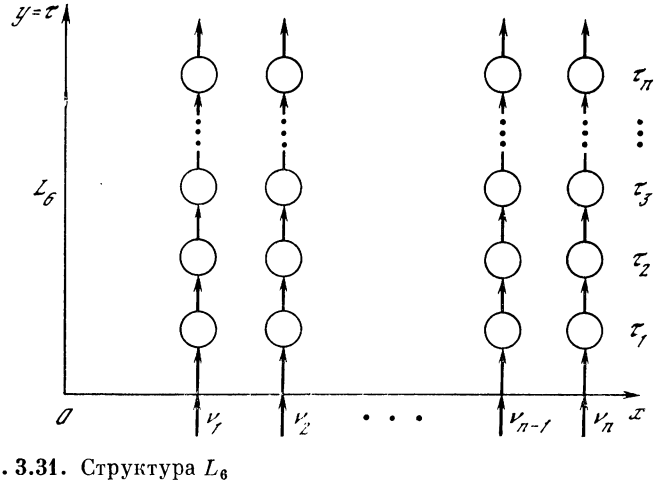


Рис. 3.31. Структура L_6

$\nu_1, \nu_2, \ldots, \nu_n$ — частотные каналы, по которым приходят нервные импульсы от голосовых центров

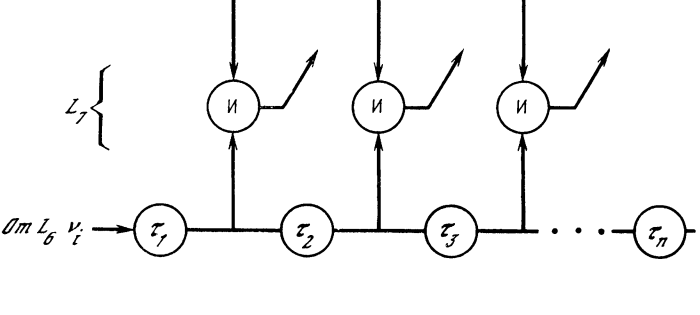


Рис . 3.32. Схема связи уровней L_5 и L_6 с L_7 для одного канала x

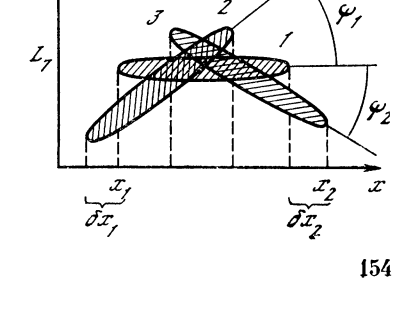


Рис. 3.33. Картины возбуждения на L_7 в случае неподвижного относительно системы локации объекта (1), приближающегося к ней (2) и удаляющегося от нее (3)

возбужденной области на L_7 определяет направление на центр объекта. Координата y_1 (x_1) на L_1 определяет расстояние до ближайшего края объекта. Координата y^* (x) края возбужденной области на L_7 определяет расстояние до соответствующего участка объекта (рис. 3.29).

Протяженность возбужденной области (x_1, x_2) вдоль x на уровнях L_3 — L_7 определяет угловые размеры объекта. При относительном движении системы и объекта возникает доплеровское смещение, которое проявляется в смещении области возбуждения на L_1 — L_7 вдоль x на некоторую величину δx и повороте ее в плоскости L_7 на угол ψ_{12} (ψ_{13}), пропорциональный скорости сближения (расхождения) (рис. 3.33).

Составляющие скорости относительного движения, нормальные к направлению на объект, приведут к кажущемуся изменению размеров объекта (увеличению при удалении и уменьшению при приближении).

Для компенсации искажений конфигурации возбужденной области на L_7, возникающих при собственных движениях системы, могут использоваться дополнительные нейронные структуры. Эти структуры должны быть сходны с теми, которые задают компенсацию сканирующих движений в системе пассивной локации, или они должны быть организованы аналогично инвариантному экрану в зрении (см. гл. 6).

В системе должны также существовать уровни детектирования скорости перемещения возбужденной области в направлении x и y. В основу организации таких уровней могут быть положены структуры из элементов — детекторов скорости и направления движения. По величине скорости перемещения возбужденной области на L_7 может быть оценена скорость относительного перемещения объекта, а также скорости относительного движения различных частей объекта.

Глава 4

ТАКТИЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР ИЗ НЕЙРОПОДОБНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

В главе излагается модель нейронных структур отделов тактильного анализатора, осуществляющих обработку информации о вибрационных сигналах. В модели синтезированы электрофизиологические, психофизиологические и морфологические сведения. Модель состоит из семи иерархических нейронных уровней. В пределах каждого уровня расположены однотипные элементы, выполняющие одинаковые операции. Связи между элементами однородны. Нейронные структуры выполняют такие операции, как аналого-импульсное и позиционное кодирование, взвешенное суммирование, латеральное торможение и т. п. Информация об интенсивности, частоте и параметрах временной структуры вибраций кодируется положением локальных возбуждений областей на разных уровнях обработки сигнала.

4.1. Структура и функции отделов тактильного анализатора

Из анализа физиологических данных следует, что последовательными уровнями обработки афферентного потока импульсов о вибрационных характеристиках тактильных стимулов являются: рецепторы, ганглий, каудальная часть ядер нежного и клиновидного канатика задних столбов мозга, средняя часть ядер нежного и клиновидного канатика, вентробазальный комплекс таламуса, постцентральная извилина коры.

1. Р е ц е п т о р ы — тельца Мейснера и Паччини. Размер телец Паччини в несколько раз больше, чем телец Мейснера. Афференты, идущие от вибрационно-чувствительных рецепторов, бывают двух типов. Афференты первого типа (I) имеют минимальный порог возбуждения при частоте вибраций 30 Гц, афференты второго типа (II) — при частоте вибраций 250 Гц. Пороговo-частотные характеристики этих афферентов имеют вид, показанный на рис. 4.1. Спонтанная активность у афферентов обоих типов отсутствует [108].

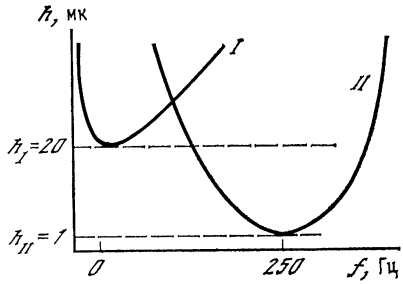


Рис. 4.1. Порогово-частотные характеристики афферентов I и II типов

f — частота вибраций, h — порог реакции

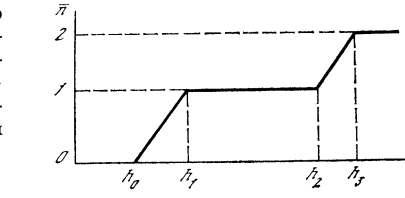


Рис. 4.2. Порогово-амплитудные характеристики афферентов I и II типов

А — амплитуда синусоидального вибростимула, $\bar{n}$ — среднее количество разрядов афферента на колебание, h_0 — порог реакции, h_1 — h_2 — интервал ответа одним импульсом, h_3 — порог ответа двумя импульсами

2. Ганглий — биполярные клетки, которые, по-видимому, без изменений передают входные сигналы на следующий уровень обработки. Каждая ганглиозная клетка в большинстве случаев связана с одним рецептором. Генераторные потенциалы возникают, по-видимому, в дистальных участках дендритов биполярных клеток, отходящих от рецепторов. Среднее значение латентного периода ответов на выходах нейронов ганглия равно 5,7 мс. [85]. Среднее количество импульсов за один период вибрационных колебаний зависит от амплитуды стимула и в обычных условиях равно 1—2 (рис. 4.2), в редких случаях — 3 импульса [74].

3. Каудальная часть ядер нежного канатика задних столбов мозга. Нервные клетки этого отдела обладают разными порогами, распределенными в широком динамическом диапазоне. По данным [85, 58, 59] клетки подвергаются лишь возбуждающему воздействию. Возбуждающие рецептивные поля имеют площадь порядка 17,6 см^2. Латентные периоды ответов нейронов равны в среднем 7,2 мс. Большинство клеток (60%) воспроизводит высокие частоты (частота более 120 Гц). Из каудальной части ядер информация поступает в среднюю часть ядер [58].

4. Средняя часть ядер нежного канатика задних столбов мозга. Нервные

клетки средней части, так же как и каудальной, различаются по порогам возбуждения, распределенным в широком динамическом диапазоне [85]. Клетки подвергаются как возбуждающему, так и тормозному воздействию. Клетки имеют спонтанную активность, уменьшающуюся при раздражении тормозной части рецептивного поля [59, 85]. Рецептивные поля клеток имеют площадь порядка 4,4 $см^2$ (кошка). Латентные периоды ответов нейронов равны 9,3 мс. Большинство клеток (75%) воспроизводит низкие частоты (частоты, меньшие 60 Гц) — крыса [85]. По морфологическим данным в средней части ядер (у кошки) нервные клетки сгруппированы по 4—5 [79]. Предполагают, что результатом латерального торможения являются уменьшенные по сравнению с каудальной частью ядер рецептивные поля клеток [74]. Большинство волокон (88%) клеток направляется в вентробазальный комплекс таламуса противоположной стороны мозга (кошка) [74].

5. Вентробазальный комплекс таламуса. В этом ядре обнаружено два различных типа клеток. Нервные клетки первого типа — крупные длинноаксонные имеют многочисленные дендритные ветви. Клетки второго типа — мелкие короткоаксонные. Аксоны их обильно ветвятся в пределах дендритных ветвей крупных клеток [97, 103]. Клеток второго типа примерно в 10 раз меньше, чем клеток первого типа [44]. Нейроны этого ядра обладают спонтанной активностью. С увеличением интенсивности стимула возрастает частота нервных импульсов, пачки которых (2—3 импульса) возникают синхронно с вибрационными колебаниями [87]. Показано, что короткоаксонные клетки осуществляют возвратное торможение [44, 48, 86]. По данным [44, 89] за счет возвратного торможения в нервных клетках таламуса после прохождения афферентного залпа импульсов, синхронизированного с вибрационным колебанием, развивается торможение. По-видимому, это торможение препятствует прохождению отставших рассинхронизированных нервных импульсов, подавляет шумовую спонтанную активность (рис. 4.3). В модельных исследованиях [67] показано, что подобный механизм может увеличить отношение сигнал — шум. Существование подобного механизма, названного механизмом «отсечки», предполагается в нейронных ядрах обонятельного анализатора [10].

6. Постцентральная извилина коры.

Основная часть волокон вентробазальной части таламуса направляется в первую соматическую зону коры большого мозга, которая содержит нейроны с малыми рецептивными полями и строгой модальной избирательностью [90]. Одна группа вибрационно-чувствительных нейронов коры возбуждается синхронно с ритмом стимуляции аналогично таламическим при частотах вибраций меньше 80 Гц. Другая группа клеток чувствительна к частотам выше 80 Гц, но их импульсация не синхронна с ритмом вибрации [87]. По морфологическим данным [41] в коре имеются нервные клетки трех типов: пирамидные нейроны, веретенообразные и звездчатые. Пирамиды составляют 60—70% всех элементов коры, звездчатые — 20—25%.

На всех уровнях тактильного анализатора сохраняются две группы нейронов, различающихся частотной чувствительностью, что, по-видимому, можно объяснить следствием связи этих нейронов с разными рецепторами — тельцами Мейснера и Паччини. Клетки Мейснера и Паччини, как указывалось, отличаются полосами частот пропускания вибрационных сигналов (тельца Паччини более высокочастотны). Поэтому представляется логичным выделить два частотных канала обработки сигналов в системе тактильного анализатора. Первый — высокочастотный канал связи с тельцами Паччини, второй — низкочастотный с тельцами Мейснера. Обработка информации в обоих каналах сначала одинакова, отличия появляются на некоторых верхних уровнях.

4.2. Модель

Модель нейронных структур виброрецепции представляет собой иерархическую систему из 7 нейронных уровней. В пределах каждого уровня располагаются однотипные элементы или однотипно повторяющиеся модули.

Уровень L_1 (рецепторы) — двумерный нейронный слой с координатами x, y (рис. 4.4). Координаты x, y отображают положение рецепторов на поверхности кожи. Выходной сигнал $g(x, y, t)$ рецептора, расположенного в точке (x, y), пропорционален величине $A(x, y, t)$ текущей деформации кожи в данной точке. На L_1 выполняется операция перекодирования мгновенной величины деформации $A(x, y, t)$ кожи в выходной потенциал рецепторов.

Уровень L_2 (ганглий) — двумерный нейронный слой x, y пороговых элементов. Координатные оси x и y —

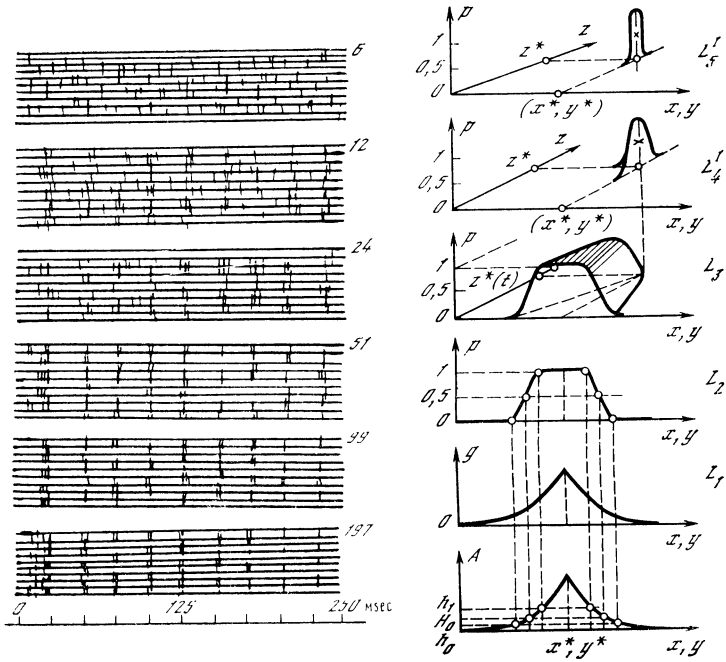


Рис. 4.3. Синхронизация разрядов в группе таламокортикальных волокон

Числа справа вверху над каждой записью — амплитуда стимула в микронах по оси абсцисс — время в миллисекундах; частота вибраций стимула — 40 Гц (по [103])

Рис. 4.4. Преобразования информации о вибропроцессе на первых трех уровнях высокочастотного и низкочастотного каналов и четвертом и пятом уровнях высокочастотного канала

$A(x, y, t)$ — деформация кожи; $g(x, y, t)$ — потенциал рецепторов; L_2 — кодирование $A(x^*, y^*, t)$ площадью области возбужденных пороговых элементов; L_3 — позиционное кодирование $z^*(x^*, y^*, t) = A^*(x^*, y^*, t)$; L_4^I — выделение точки $z^* = A(x^*, y^*, t)$; L_5^I — повышение точности измерения координат x^*, y^*; p — вероятность ответа элементов

проекции осей x и y уровня L_1. Пороги элементов $h(x, y) = \text{const} = H_0(h_0 + h_1/2.)$ Каждый элемент L_2, расположенный в точке (x, y), связан только с одним элементом L_1, расположенным в точке с идентичными координатами (x, y) на L_1. На L_2 выполняется преобразование «аналог — код»: каждый элемент L_2 генерирует один импульс в момент превышения порога H_0. Вследствие нестабильности порога элементов L_2 их ответ недетермини-

рован, элемент отвечает с некоторой вероятностью $P(x, y, t)$. Вероятность $P(x, y, t)$, или математическое ожидание величин ответа $m(x, y, t)$, равна нулю в отсутствие стимула (при $A \leqslant h_0$), линейно растет на интервале $(h_0 - h_1)$ и при $A(x, y, t) = H_0$ равна 0,5, а при $A(x, y, t) \geqslant h_1$ $P(x, y, t) = 1$. На рис. 4.4 показан вид мгновенного распределения $P(x, y, t)$ на L_2. В случае, когда вибрационное воздействие $A(x, y, t) = A_0(x, y) \sin \omega t$ сосредоточено в одной точке (x^*, y^*), мгновенное количество возбужденных на L_2 элементов пропорционально площади круга, внутри которого превышен порог элементов (рис. 4.4). Так как радиус круга пропорционален $\sqrt{A(x, y, t)}$ [109], то мгновенная площадь круга пропорциональна $A(x, y, t)$. Таким образом, максимальная площадь круга пропорциональна амплитуде $A_0(x, y, t)$ и вибрационного воздействия.

Уровень L_3 (каудальная часть нежного канатика задних столбов мозга) — трехмерная нейронная структура. Элементы L_3 — пороговые сумматоры, срабатывающие одним импульсом при превышении порога элемента. Пороги элементов $h(x, y, z) = \text{const}$. Координатные оси x, y — проекции осей x и y уровня L_2. В направлении оси z возрастают зоны суммации элементов L_3, таким образом, чтобы $\sum_{i=1}^{n} c_i = \text{const}$, где c_i — веса синапсов, n — общее количество суммируемых входных сигналов элементов L_2. Вследствие такой организации связей элементы L_3, расположенные вдоль z, представляют собой детекторы амплитуды входного стимула: чем больше амплитуда вибрационного сигнала, тем выше вдоль z продвигаются столбики возбужденных элементов L_3, расположенные основаниями в точках $(x, y, 0)$ уровня L_3. В результате в пространстве x, y, z уровня L_3 в ответ на конкретный вибрационный сигнал $A(x, y, t)$ возникает конусообразная область возбужденных элементов с вершиной в точке $z(t^*) = z^* = A^* = A(x, y, t^*)$, где t^* — данный момент времени (рис. 4.4). Динамика продвижения z^* вверх по оси z определяется динамикой переднего фронта деформации кожи.

Уровень L_4 (средняя часть нежного канатика задних столбов мозга), L_4^{I} и L_4^{II}. На L_4^{I} происходит измерение амплитуд вибрационных воздействий и координат (x, y) приложения этих воздействий на поверхности кожи. На

L_4^{II} происходит детектирование формы передних фронтов вибрационных колебаний кожи — измерение амплитуд вибрационных воздействий и координат (x, y) их приложения на поверхности кожи. Из психофизики известно, что разрешающая способность по амплитудам вибросигналов в низкочастотном и высокочастотном диапазонах примерно одинакова [41], поэтому количество элементов на L_4^{II} должно быть в несколько раз больше, чем на L_4^{I}, так как на L_4^{II}, кроме детекторов амплитуды, должны быть детекторы формы передних фронтов вибросигнала.

По-видимому, на L_4^{I} поступает информация от высокочастотных рецепторов кожи (телец Паччини), а на L_4^{II} — от низкочастотных рецепторов (телец Мейснера), так как на соответствующем уровне L_4 модели нейронном уровне мозга 75% нейронов воспроизводят низкочастотные сигналы, а 25% нейронов — высокочастотные сигналы.

Рассмотрим организацию уровней L_4^{I} и L_4^{II} по отдельности.

Уровень L_4^{I} — трехмерная нейронная структура. Элементы L_4^{I} — пороговые сумматоры, срабатывающие одним импульсом при превышении суммарным воздействием порога элемента. Координатные оси x, y, z — проекции осей x, y, z уровня L_3, т. е. каждый элемент, расположенный в точке (x^*, y^*, z^*) уровня L_3, связан с соответствующим элементом уровня L_4^{I} в точке (x^*, y^*, z^*) с максимальным синаптическим весом c_0. Чем больше расстояние $R\,(x - x^*,\ y - y^*,\ z - z^*) = \sqrt{(x - x^*)^2 + (y - y^*)^2 + (z - z^*)^2}$ между координатами элементов L_4 и L_3, тем меньше синаптический вес, связывающий эти элементы. Радиусы возбуждения на L_4^{I} меньше, чем радиусы торможения, а максимальные синаптические веса возбуждения больше, чем максимальные синаптические веса торможения.

За счет такой организации связей L_4^{I} может выполняться операция выделения вершины конусообразной области возбуждения на L_3, обусловленная механизмами латерального торможения [46].

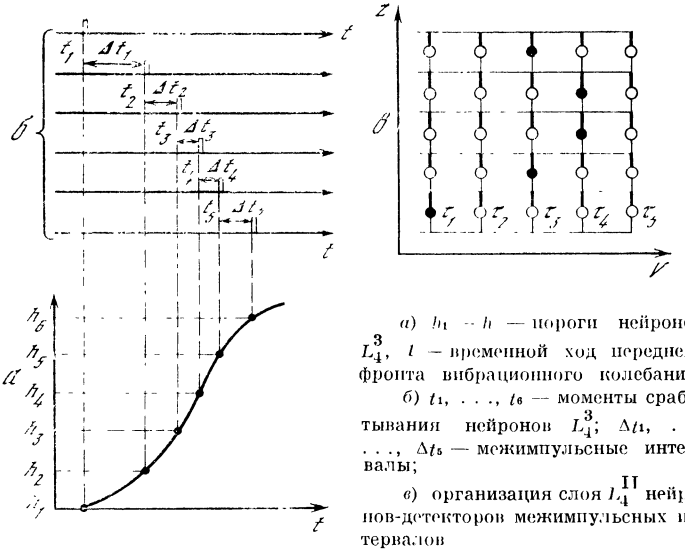
В реальных нейронных отделах мозга латеральное торможение, по-видимому, осуществляют короткоаксонные вставочные нейроны. Для того чтобы торможение не запаздывало по сравнению с моментом прихода возбуж-

дения, нужно, чтобы возбуждающие синапсы от нейронов L_3 располагались на дистальных участках дендритов возбуждающих элементов L_4, а тормозные синапсы (от тормозных элементов L_4) — на проксимальных участках дендритов и соме возбуждающих элементов.

В результате в пространстве x, y, z уровня L_4^{I} в ответ на вибрационный сигнал $A(x, y, t)$ возникает одна или несколько локальных областей возбуждения $\{x_i^*, y_i^*, z_i^*\}$, координаты z_i^* центров которых равны мгновенным значениям амплитуд локальных максимумов A_i^* вибрационных воздействий, приложенных к соответствующим точкам (x_i^*, y_i^*) поверхности кожи. Протяженность Δz_i^* каждой локальной области по оси z характеризует погрешность измерения ΔA^* амплитуды, а ее размеры $\sqrt{\Delta x_i^{*2} + \Delta y_i^{*2}}$ характеризуют погрешность в определении расстояния между точками приложения разных вибрационных воздействий.

Уровень L_4^{II} — четырехмерная нейронная структура. Пространство x, y, z уровня L_3 однозначно отображается в пространство x, y, z уровня L_4^{II}, но при этом в каждой точке (x, y, z) уровня L_4^{II} располагается не один элемент, а группа из ~ 5 элементов. Элементы L_4^{II} представляют собой детекторы скорости продвижения границы возбуждения вдоль направления z на уровне L_3 модели в столбиках элементов с конкретными координатами $(x, y, 0)$.

Представление о том, что элементы L_4^{II} являются детекторами скоростей, основано на анализе морфологических данных [58]. Так как дендриты разных нейронов в каждой группе из пяти клеток отличаются по длинам и толщинам, то они представляют собой линии задержек разной величины: $\tau_1 < \tau_2 < \tau_3 < \tau_4 < \tau_5$. Если связи между L_3 и L_1^{II} организованы так, что на дистальных участках дендритов нейронов L_4^{II} оканчиваются аксоны нейронов L_3, имеющих меньшие координаты z, а на проксимальных — большие z (рис. 4.5), то каждый i-й нейрон L_4^{II} $(i = 1, 2, 3, 4, 5)$ будет являться детектором величины средней скорости нарастания входного сигнала: $v_i = (z_{\mathrm{п}i} - z_{\mathrm{д}i})/(t_{z_{\mathrm{п}i}} - t_{z_{\mathrm{д}i}})$, где $z_{\mathrm{п}i}$, $z_{\mathrm{д}i}$ — координаты по оси z дистальных и проксимальных участков дендрита i-го нейрона в группе из пяти элементов, а $t_{z_{\mathrm{п}i}}$,



а) $h_1 - h$ — пороги нейронов L_4^3, l — временной ход переднего фронта вибрационного колебания;

б) $t_1, \ldots, t_6$ — моменты срабатывания нейронов L_4^3; $\Delta t_1, \ldots, \Delta t_5$ — межимпульсные интервалы;

в) организация слоя L_4^{II} нейронов-детекторов межимпульсных интервалов

Рис. 4.5. Принципы работы нейронов-детекторов формы переднего фронта вибрационного колебания

t_{zdi} — моменты достижения фронтом возбуждения на L_3 соответствующих координат по оси z.

В работе [46] было показано, что для нейронов одного из отделов слуховой системы, сходных по строению с нейронами рассматриваемого отдела анализатора вибраций, задержки в ответе тем больше, чем больше различие между детектируемой скоростью перемещения фронта возбуждения и текущей. Поэтому считаем, что раньше на L_5 поступят импульсы от тех элементов L_i^{II}, величины v_i которых равны скоростям $\Delta z\,(x, y, t)/\Delta t$ перемещения возбуждения на L_3, отражающим динамические свойства вибросигнала.

Распределение значений скорости вдоль z для каждого столбика на уровне L_3 характеризует динамику деформации кожи в соответствующей точке с координатами x, y. Вследствие этого детекторы скорости L_i^{II} являются детекторами формы динамической деформации кожи. Таким образом, упорядоченное расположение пяти элементов L_i^{II} по величинам детектируемых скоростей формирует четвертую пространственную координату — ось «скоростей» v.

За счет латерального торможения, действующего только в пределах плоскостей, перпендикулярных оси z уровня L_4^{II}, в пространстве L_4^{II}, будет выделяться столбик элементов, простирающийся в направлении z с координатами основания (x^*, y^*, 0), соответствующими точке приложения максимума вибраций. В этом столбике будут возбуждены элементы — детекторы скоростей, распределение координат v (x^*, y^*) которых вдоль оси z будет характеризовать форму передних фронтов вибрационных колебаний.

Таким образом, в случае нескольких вибрационных воздействий на L_4^{II} будет возбуждена совокупность элементов — детекторов динамической деформации кожи в точках (x_i^*, y_i^*), в которых располагаются локальные максимумы вибрационных сигналов.

Уровень L_5 (вентробазальный комплекс таламуса), так же как и L_4, состоит из двух частей L_5^I и L^{II}, которые получают информацию соответственно от L_4^I и L_4^{II}. Элементы уровней L_5^I и L_5^{II} являются пороговыми нейронами-сумматорами, выходной сигнал которых передается через тормозные нейроны на самих себя и на соседние элементы.

Уровень L_5^I — двумерная нейронная структура. Координатные оси x, y — проекции осей x, y уровня L_4. Элементы L_5^I — аналоговые нейроны: возбуждающие и тормозные. На каждый возбуждающий элемент L_5^I с координатами x, y поступают импульсы от всех элементов L_4^I, расположенных в столбике с координатами (x, y). Каждый возбуждающий элемент срабатывает при поступлении на его вход одного возбуждающего импульса. От возбуждающих элементов сигналы поступают к тормозным элементам, для срабатывания которых необходимо суммирование нескольких входных импульсов. Каждый тормозный элемент L_5^I, расположенный в точке (x^*, y^*), осуществляет возвратное торможение достаточно большой локальной группы возбуждающих элементов L_5^I.

Вследствие указанной организации L_5^I на этом слое происходит «отсечка» спонтанных и опаздывающих импульсов, приходящих от L_4^I, увеличивается отношение сигнал—шум. За счет «отсечки» отставших импульсов уточняется местоположение точки (x^*, y^*) приложения

вибрационного сигнала к коже, так как выходные импульсы, приходящие от удаленных от точки (x^*, y^*) элементов L_4^{I}, запаздывают к уровню L_5^{I} и «отсекаются» — блокируются (рис. 4.6).

Уровень L_5^{II} — трехмерная нейронная структура, организованная аналогично L_5^{I}. Координатные оси x, y, z — проекции соответствующих осей L_4^{II}. На L_5^{II} за счет возвратного торможения происходит «отсечка» опаздывающих импульсов, приходящих от слоя L_1^{II}. При этом из импульсов, идущих от групп элементов, формирующих четвертую координатную ось v на L_4^{II}, пропускаются (не отсекаются) импульсы только тех элементов L_4^{II}, для которых форма переднего фронта деформации поверхности кожи является наиболее приближенной к детектируемой ими.

Таким образом, положение границы возбуждения по оси z^* (x, y) на L_5^{II} характеризует распределение величин деформации поверхности кожи

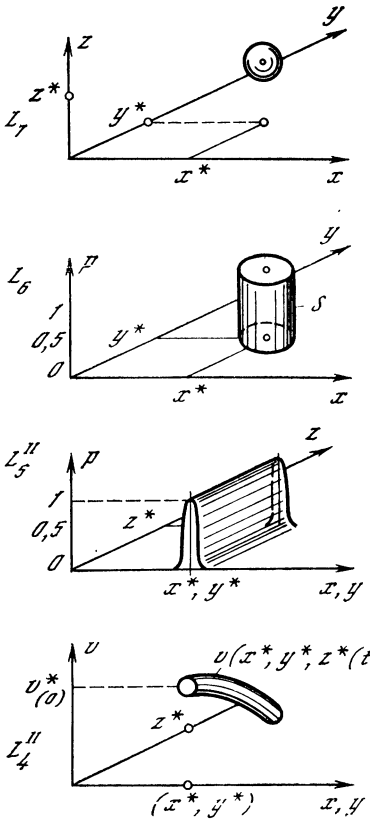


Рис. 4.6. Преобразование информации о вибропроцессе на четвертом и пятом уровнях низкочастотного канала и шестом и седьмом уровнях низкочастотного и высокочастотного каналов

L_4^{II} — детектирование скоростей v нарастания деформации в точке (x^*, y^*);

L_5^{II} — повышение точности измерения максимальных $v(x, y)$ блокировкой запаздывающих импульсов от уровня L_4^{II};

L_6 — кодирование периодов вибраций площадью области возбуждения $S = \pi T^2 = \pi/f^2$

L_7 — детектирование компонентов z^*, определяющих гистограмму или частотный спектр вибропроцесса

$A\ (x,\ y,\ t^*)$ в моменты t^*, когда максимальна крутизна нарастания деформации.

У р о в е н ь L_6 (постцентральная извилина коры мозга) состоит из двух подуровней L_6^{I} и L_6^{II}, организованных одинаково. На L_6 имеются возбуждающие и тормозные элементы. Возбуждающие элементы представлены двумя типами нейронов. Нейрон первого типа — $N_{\text{п}}$ (аналог пирамидной клетки) представляется в виде порогового элемента с линией задержки $\tau_{\text{д}}$ (аналогом апикального дендрита). Элемент $N_{\text{п}}$ срабатывает при поступлении на его вход одного импульса. Нейрон второго типа $N_{\text{в}}$ (аналог веретенообразной клетки) срабатывает при поступлении на его вход одновременно двух импульсов. Таким образом, можно считать $N_{\text{п}}$ аналогово-дискретным элементом, порог которого равен единице, а $N_{\text{в}}$ — аналогово-дискретным элементом с порогом, равным двум. Тормозные элементы $N_{\text{з}}$ (аналоги звездчатых короткоаксонных клеток) представляют собой нейроны-сумматоры. Элементы L_6 связаны следующим образом (рис. 4.7). Входной сигнал от каждого элемента L_5 с координатами $(x^*,\ y^*)$ поступает к началу линии задержки элемента $N_{\text{п}}$, расположенного в точке $(x^*,\ y^*)$, и ко всем элементам $N_{\text{в}}$, расположенным в достаточно большой окрестности элемента $N_{\text{п}}$ на L_6. Рассмотрим по очереди организацию уровней L_6^{I} и L_6^{II}.

Уровень L_6^{I} — двумерный нейронный слой, элементы которого работают в дискретном режиме. На L^{I} поступают импульсы лишь от тех элементов L_5, координаты x^*, y^* которых определяют места приложения вибрационных воздействий. Выходной импульс каждого элемента $N_{\text{п}}$ поступает к началу линий задержек четырех соседних для него элементов $N_{\text{п}}$ и к четырем соседним для него элементам L_7. Выходной импульс каждого элемента $N_{\text{з}}$ поступает к четырем соседним для него тормозным элементам $N_{\text{п}}$, а также к элементам $N_{\text{в}}$. Выходной сигнал от каждого тормозного элемента $N_{\text{з}}$ поступает только к расположенному в той же точке элементу $N_{\text{п}}$ и блокирует на время $T_{\text{з}}$ (аналог длительности тормозного постсинаптического потенциала) передачу на аксон $N_{\text{п}}$ импульсов. Поэтому, чем больше $T\ (x^*,\ y^*)$ — период колебаний вибрационного воздействия, тем на большем расстоянии $R_{\text{т}} = n\tau_{\text{д}} = T\ (x^*,\ y^*)$ от точки $(x^*,\ y^*)$ возбудятся элементы $N_{\text{в}}$. Считаем, что $T_{\text{з}} > \max\{T\ (x_i^*,\ y_i^*)\}$.

Вследствие такой организации связей на L_6^{I} возникает область возбуждения из элементов $N_{\mathrm{в}}$ в виде круга радиуса $R_{\mathrm{т}}$ с центром в точке с координатами (x^*, y^*), определяющими приложение максимума вибрационного воздействия. Радиус круга $R_{\mathrm{т}}$ будет пропорционален интервалу T следования импульсов от элемента L_5^{I} с координатами (x^*, y^*). Площадь круга $S_{\mathrm{т}} = \pi R_{\mathrm{т}}^2 = \pi T^2$ определяет мгновенный период вибрации (интервал между достижением двух последовательных максимумов вибрационного воздействия в точке (x^*, y^*) на поверхности кожи).

Уровень L_6^{II} — двумерный нейронный слой, аналогичный по строению и функции уровню L_6^{I}. На L_6^{II} возникает круг из возбужденных элементов, площадь которого определяет мгновенный период T виброколебаний. При этом, благодаря тому что последовательные моменты t^* для оценки периода являются моментами максимальной крутизны нарастания переднего фронта виброколебаний, погрешность в измерении T будет минимальной. Происходит это потому, что для пороговых элементов (нейронов) чем круче входной аналоговый сигнал пересекает порог, тем меньше погрешность, обусловленная нестабильностью состояния элемента вблизи порога.

У р о в е н ь L_7 — трехмерная нейронная структура из аналоговых элементов — нейронов-сумматоров. Каждый элемент с координатами (x, y, z) суммирует входные импульсы от элементов $N_{\mathrm{в}}$ уровня L_6, расположенных в круге радиуса $r = z$, с центром в точке (x, y) в продолжение достаточно большого интервала времени T_Σ. В результате такой организации связей на L_7 в каждом канале (x, y) возбуждается несколько элементов, координаты $z_i^*(x, y)$ которых пропорциональны мгновенным периодам T_i вибрации, а выходной сигнал каждого такого элемента определяет количество повторений интервала за достаточно большой промежуток времени, зависящий от интервала суммации T_Σ элемента L_7.

Таким образом, элементы L_7 являются детекторами компонентов гистограммы межимпульсных интервалов вибрационного воздействия произвольного вида. Если вибросигнал приложен в точку (x^*, y^*) и является синусоидальным с периодом T, то на L_7 возбуждается локальная область с центром в точке (x^*, y^*, z^*), где $z^* = T$. Размер Δz^* области определяется разрешающей способностью системы по измерению периода вибрации, тем боль-

шей, чем больше элементов расположено по оси z на L_7.

Элементы уровня L_7 могут быть общими для L_6^{I} и L_6^{II}, так как назначение этого уровня — формирование гистограммы межимпульсных интервалов вибрационного сигнала, приложенного к точке (x^*, y^*) кожи. При этом автоматически (за счет механизмов «отсечки», действующих на уровне L_5) на уровень L_7 будут поступать только наиболее синхронизированные посылки импульсов, что обеспечит максимальную точность определения периодов между последовательными импульсами вибросигнала, позволит наиболее точно определить «частотный» спектр вибросигнала.

На этом обработка информации об амплитуде и частоте вибрационного сигнала и месте приложения сигнала на кожу заканчивается.

4.3. Обсуждение

Основная задача тактильного анализатора вибраций, по-видимому, состоит в распознавании вибросигналов, возникающих при ощупывании различных поверхностей — классификации их по типу шероховатости. Аналогичная задача возникает при очувствлении роботов-манипуляторов и в различных производствах, когда требуется контролировать качество поверхности изготовленной продукции. В технике при решении этой задачи вводят два параметра: 1) волнистость и 2) шероховатость поверхности. На рис. 4.8 изображена профилограмма поверхности — микрорельеф по одному из направлений вдоль поверхности. Под волнистостью понимают огибающую небольших неровностей в рельефе поверхности. Шероховатостью называют микронеровности рельефа поверхности. Протяженность волн и амплитуд волнистости на порядок больше, чем протяженность волн и амплитуд шероховатости [20, 21]. Для выделения этих двух параметров используют частотную фильтрацию сигнала, отображающего профилограмму поверхности. При этом используют два полосовых фильтра, центральные частоты пропускания которых различаются примерно в десять раз.

Из анализа работы описанной модели виброрецепции следует, что в нейронных структурах модели также существуют два канала проведения информации — низкочастотный и высокочастотный, центральные частоты полос пропускания которых различаются в восемь раз

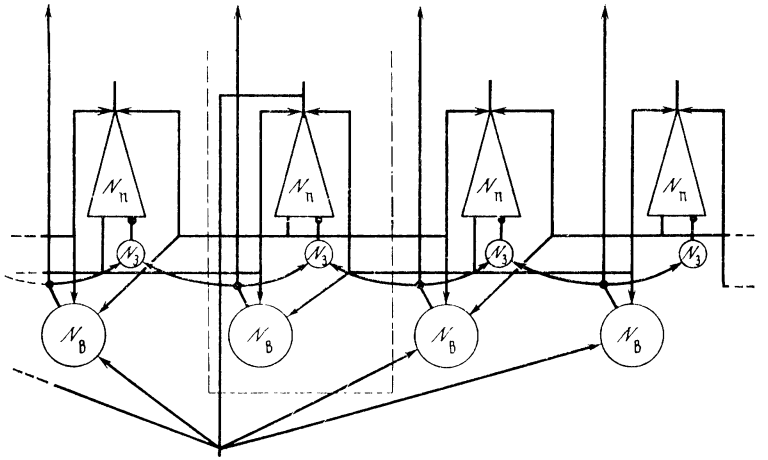


Рис. 4.7. Структура уровня L_6 модели

$N_П$, $N_В$, $N_З$ — аналоги пирамидных, веретенообразных и звездчатых нервных клеток (пунктиром выделен повторяющийся мозаичный элемент сети)

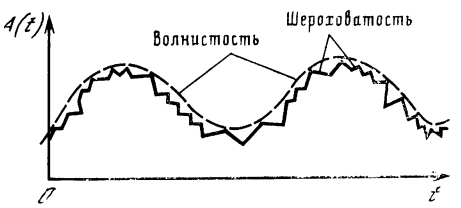


Рис. 4.8. Профилограмма поверхности $A(t)$

(30 и 250 Гц). Эти два канала дают начала двум подсистемам анализа вибросигналов — соответственно подсистемам анализа волнистости и шероховатости.

В подсистеме анализа высокочастотных составляющих вибросигнала, приложенного к определенному участку кожи (анализ шероховатости), выполняются следующие операции:

1) высокочастотная фильтрация;

2) измерение амплитуд шероховатости;

3) выделение моментов появления максимумов шероховатости;

4) подавление внутренних и внешних шумов («отсечка» отставших нервных импульсов, несущих информацию о немаксимальных амплитудах шероховатости).

5) измерение интервалов между последовательными моментами появления максимумов шероховатости;

6) построение гистограммы временных интервалов между последовательными моментами появления максимумов шероховатости;

7) детектирование определенных компонентов гистограммы или их комбинаций с целью распознавания поверхностей по локальным особенностям.

В подсистеме анализа низкочастотных составляющих вибросигнала, приложенного к определенному участку кожи (анализ волнистости), выполняются следующие операции:

1) низкочастотная фильтрация;

2) измерение амплитуд и производных волнистости;

3) выделение моментов появления максимумов амплитуд и производных волнистости;

4) подавление внутренних и внешних шумов («отсечка» отставших нервных импульсов, несущих информацию о немаксимальных амплитудах и производных волнистости);

5) измерение интервалов между последовательными моментами появления максимумов амплитуд и производных волнистости;

6) построение гистограммы временных интервалов между последовательными моментами появления максимумов амплитуд и производных волнистости;

7) детектирование определенных компонентов гистограммы и их комбинаций с целью распознавания и классификации поверхностей по глобальным особенностям.

Модель может быть дополнена уровнями, на которых строится амплитудная гистограмма шероховатости и волнистости, что улучшит ее способности по распознаванию и классификации поверхностей. Так же может быть организован уровень детекторов сложных признаков, собирающий информацию с разных уровней обработки вибросигналов модели, что улучшит распознавание сигналов.

Аналогично тому как устроена модель, может быть построен нейробионический анализатор вибропроцессов, способный распознавать и классифицировать различные поверхности. Разрешающая способность такого анализатора будет пропорциональна количеству нейроподобных элементов, располагающихся на единичных интервалах координатных осей пространства выделяемых признаков.

Представляется целесообразным при разработке технических устройств и сенсоров роботов-манипуляторов, а также протезировании тактильного анализатора использовать принципы структурно-функциональной организации нейробионического тактильного анализатора. То есть устройство, анализирующее поверхность, должно выпол-

нять перечисленные 7 операций в низкочастотном и высокочастотном каналах, отличающихся чувствительностью и центральными частотами полос пропускания на порядок, так как амплитуды шероховатости в 10 — 20 раз меньше, чем амплитуды волнистости, а частоты шероховатости приблизительно в 10 раз больше, чем частоты волнистости.

В тех ситуациях, когда частоты шероховатости и волнистости не попадают в частотные диапазоны измеряющего устройства, можно осуществить сдвиг спектров частот профилограммы за счет ускорения или замедления скорости относительного перемещения щупа по поверхности.

———«»———

Глава 5

ЗРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР ИЗ НЕЙРОПОДОБНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

5.1. Основные преобразования в зрительном анализаторе

Анализируя распределение освещенности по сетчатке, зрительный анализатор выделяет форму предмета, константную относительно внешнего пространства. При этом оцениваются текстура и цвет поверхности как константные характеристики свойств поверхности, описываемые распределением коэффициентов отражения в разных диапазонах длин волн и движениях предмета в пространстве. Обработка информации производится системами параллельно работающих детекторов. Важное значение при анализе имеют инвариантные детекторы, обеспечивающие константность восприятия.

Работа зрительного анализатора является активным процессом поиска и выделения информативных признаков. Она осуществляется во внешнем пространстве при помощи системы ориентировочных движений глаз, головы и всего тела, а также во внутреннем пространстве выделением элементов памяти [33, 34].

Селективные функции детекторов частично заданы генетически, частично формируются в раннем онтогенезе под влиянием внешней среды. В формировании детекто-

ров зрительной системы принимают участие активные движения организма во внешней среде. Активные движения обеспечивают разделение сигналов, вызванных собственным движением тела, от сигналов, возникающих при перемещении объектов во внешней среде относительно организма.

5.2. Организация зрительного анализатора

5.2.1. Анализатор интенсивности — цвета

Перекодирование внешних сигналов в анализаторах животных и человека в общем виде состоит в отображении этих сигналов на многомерную сферу [15], представляющую собой перцептивное пространство, отдельным участкам которого соответствуют субъективно неразличимые сигналы. Субъективное различие между сигналами измеряется разделяющей их в перцептивном пространстве малой дугой окружности. Отображение внешних сигналов в перцептивное пространство реализуется специальной структурой, включающей рецепторы, первичные градуальные и вторичные селективные детекторы. Каждый вторичный селективный детектор характеризуется специфическими связями. Коэффициенты связей образуют вектор связей, который для каждого вторичного детектора равен по модулю единице. Максимум возбуждения на данном вторичном детекторе достигается тогда, когда возбуждения от первичных градуальных детекторов, приходящие по отдельным каналам, будут пропорциональны коэффициентам, удовлетворяющим уравнению сферы. При этом все множество вторичных детекторов образует квазирецептивную поверхность, на которой множество внешних сигналов представлено, как на экране, возбуждениями вторичных детекторов.

Применение сферической модели отображения сигналов к кодированию интенсивности и цвета позволяет предположить, что все множество цветов разной интенсивности отображается на поверхности сферы, лежащей в четырехмерном пространстве. Принципиальное отличие этой модели от всех других моделей цветоразличия состоит в том, что яркость света в ней определяется не длиной радиуса-вектора, а при помощи двух ортогональных координат: белой и черной составляющих. Уравнение кодирования интенсивности—цвета можно представить

в виде $x_1^2 + x_2^2 + x_3^2 + x_4^2 = R^2$, где x_1 — возбуждение белой составляющей (Wh); x_2 — возбуждение черной составляющей (Bl); x_3 — возбуждение оппонентной красно-зеленой системы (RG); x_4 — возбуждение оппонентной сине-желтой системы (YB); R — радиус сферы.

Соответствующее этой формуле преобразование реализуется структурой из нескольких слоев нейроподобных элементов. На входе системы находятся три типа колбочек (B, G, R), содержащих соответственно цианолаб, хлоролаб и эритролаб. Колбочки в результате линейной комбинации образуют белую (Wh), черную (Bl), красно-зеленую (RG) и сине-желтую (BY) системы. Возбуждения этих систем как первичных детекторов составляют координаты прецептивного пространства цвета—интенсивности (рис. 5.1).

Возбуждение от первичных детекторов поступает на вторичные детекторы интенсивности—цвета. Коэффициенты связей разных вторичных детекторов различны с одними и теми же первичными детекторами. При этом цвет определенной интенсивности создает максимум возбуждения именно на том из вторичных детекторов, коэффициенты связи которого пропорциональны поступающим от первичных детекторов возбуждениям (рис. 5.1).

Когда на анализатор интенсивности—цвета действуют ахроматические цвета возбуждения $(RG) = 0$ и $(YB) = 0$, тогда он работает как анализатор интенсивности: $(Wh)^2 + (Bl)^2 = R^2$. В этом случае все множество черно-белых цветов расположено на окружности, образованной разными комбинациями возбуждения белой и черной систем.

Для цветов максимальной яркости вклад черной составляющей $(Bl) = 0$, все множество таких равноярких цветов расположено на поверхности сферы в трехмерном пространстве: $Wh^2 + (RG)^2 + (YB)^2 = R^2$. В данном случае белая составляющая, не меняя яркости цвета, вносит вклад в насыщенность цвета. Когда такой вклад белой составляющей равен нулю $(Wh) = 0$, то все множество равноярких цветов максимальной насыщенности будет расположено на окружности: $(RG)^2 + (YB)^2 = R^2$. В общем случае, когда сигналы различаются по цвету и интенсивности, они отображаются на поверхность сферы, локализованной в четырехмерном пространстве.

Проверка правильности такой четырехмерной модели восприятия интенсивности цвета производится психофи-

зическими и нейрофизиологическими методами. Психофизический метод проверки состоит в составлении матрицы попарных различий между сигналами. В этом случае испытуемый оценивает некоторым числом два сигнала, отличающихся цветом и интенсивностью. Затем методом многомерного шкалирования находят координаты пространства, в котором можно разместить все сигналы так, что расстояния между точками, представляющими эти сигналы, равны исходным субъективным различиям. Минимальная размерность такого перцептивного пространства интенсивности—цвета равна четырем. Это означает, что сигналы, различающиеся по цвету и интенсивности, обрабатываются в четырех независимых каналах, возбуждение которых и составляет координаты перцептивного пространства. Дальнейшее развитие психофизического метода проверки модели заключается в том, чтобы определять размерность перцептивного пространства, фиксируя в качестве константы отдельные параметры сигнала. Так, если зафиксировать интенсивность сигнала, то субъективное пространство всех равноярких цветов редуцируется до сферы в трехмерном пространстве. Если же выбрать в качестве сигнала ахроматические оттенки, то перцептивное пространство редуцируется до окружности. В окружность преобразуется и цветовое пространство, если зафиксировать не только интенсивность, но и насыщенность цветовых сигналов.

Таким образом, перцептивное пространство всегда остается сферическим. Эта сфера лежит в четырехмерном пространстве для всех комбинаций яркости и цвета, в трехмерном пространстве для всех попарных комбинаций равноярких цветов и в двумерном пространстве при изменении только цветового тона при постоянной насыщенности.

Метод нейрофизиологической проверки модели заключается в том, чтобы найти те нейроны, которые образуют независимые каналы обработки информации о цвете и интенсивности. Эксперименты на изолированной сетчатке рыбы показали, что в фотопическом диапазоне такими каналами являются горизонтальные клетки сетчатки, реакции которых являются линейной комбинацией сигналов колбочек. При фиксированной яркости цветовых сигналов можно найти три типа горизонтальных клеток, соответствующих красно-зеленой (RG), сине-желтой (BY) и белой составляющим (Wh). Сумма квадратов возбужде-

ний этих трех горизонтальных клеток равна константе. Каждый цвет можно представить точкой на поверхности сферы в трехмерном пространстве, координаты которой представляют собой возбуждения трех независимых каналов переработки цветовой информации. Четырехмерная сфера образуется за счет вклада черной системы, тормозимой при световом возбуждении.

Таким образом, четырехмерная модель восприятия интенсивности—цвета подтверждается психофизическими и нейрофизиологическими методами [34, 37].

5.2.2. Кодирование интенсивности

Особенностью сферической модели восприятия интенсивности—цвета является, как указывалось, кодирование яркости стимула двумя ортогональными координатами, одна из которых при росте интенсивности стимула увеличивается, а другая убывает. В чистом виде анализатор интенсивности можно изучать при действии на него ахроматических цветов, когда вклады систем RG и BY равны нулю. В этом случае работа анализатора интенсивности определяется уравнением $(Wh)^2 + (Bl)^2 = R^2$.

Это уравнение реализуется структурой, включающей нейроны яркости (B-нейроны) и нейроны темноты (D-нейроны), которые реализуют ортогональную систему координат. При этом возбуждение B- и D-нейронов менятся по закону синуса и косинуса соответственно, здесь B- и D-нейроны представляют собой первичные градуальные детекторы. Они связаны с селективными детекторами интенсивности, которые возбуждаются при определенной комбинации возбуждений B- и D-нейронов. Эта селективность вторичных детекторов интенсивности определяется теми коэффициентами связи, которыми они связаны с первичными детекторами. Максимум возбуждения возникает в том вторичном детекторе, коэффициенты связей которого пропорциональны поступающим на него возбуждениям (рис. 5.2; 5.3).

Таким образом, определенная комбинация возбуждения B- и D- нейронов трансформируется в селективное возбуждение вторичного детектора. В результате реализуется принцип кодирования интенсивности номером канала — номером нейрона-детектора. Изменение интенсивности перекодируется в номер возбужденного нейрона-детектора интенсивности. Если возбуждение B- и

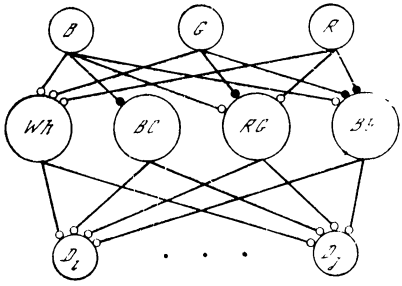


Рис. 5.1. Анализатор интенсивности—цвета

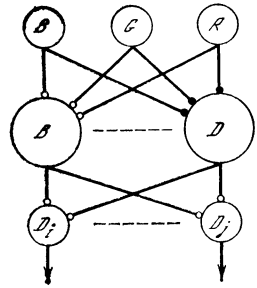


Рис. 5.2. Анализатор интенсивности

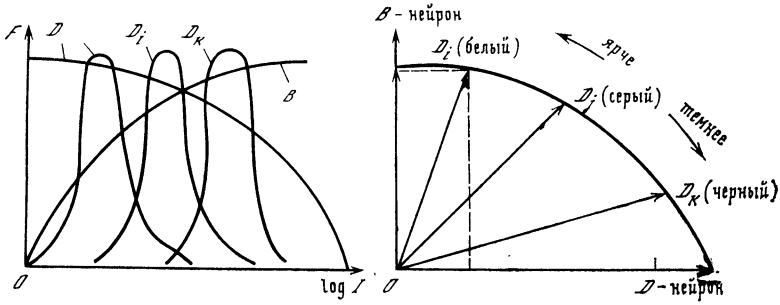


Рис. 5.3. Характеристики первичных D, B и вторичных D_i, $D_к$ детекторов интенсивности

I — интенсивность, F — амплитуда ответа детекторов

Рис. 5.4. Селективная настройка вторичных детекторов анализатора интенсивности

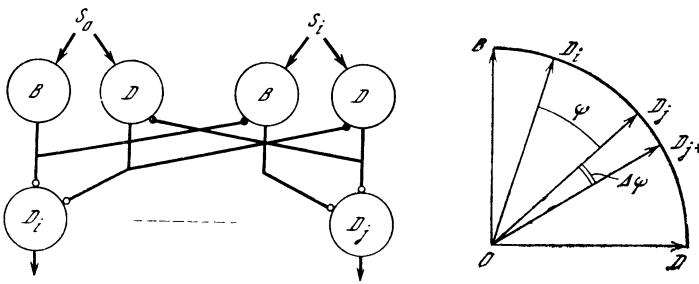


Рис. 5.5. Взаимодействие локальных анализаторов интенсивности

S_0, S_i — тестово-индуцирующие поля соответственно

Рис. 5.6. Субъективный порог $\Delta\psi$ и субъективное расстояние ψ в анализаторе интенсивности

D-нейронов отложить по оси ординат и абсцисс соответственно, то каждому значению интенсивности сигнала можно поставить в соответствие вектор возбуждения, создающий максимум возбуждения на одном из вторичных детекторов, которые можно представить точками на окружности (рис. 5.4). При этом полное отсутствие сигнала (нулевая яркость) не приводит к исчезновению возбуждения, а представлено равными возбуждениями B- и D-нейронов. С увеличением яркости вклад D-нейрона уменьшается, а B-нейрона возрастает. В результате вектор возбуждения поворачивается в направлении оси ординат. Используя сигналы единичной яркости, можно возбудить только те вторичные детекторы, для которых вклад B-нейрона преобладает. Для того чтобы возбудить те вторичные нейроны, которые соответствуют черным цветам, нужно подавать возбуждение на окружающие участки поля зрения.

Таким образом, черные цвета можно получить только в результате сложной пространственной структуры сигнала, которая в простейшем случае сводится к взаимодействию тестового и индуцирующего полей. Механизм такого возбуждения детекторов черного цвета сводится к тому, что анализатор интенсивности складывается из множества пространственно-разделенных локальных анализаторов интенсивности, одноименные первичные детекторы которых связаны между собой латеральным торможением. Так, B-нейрон одного локального анализатора интенсивности тормозит B-нейрон другого локального анализатора интенсивности, а D-нейрон одного локального анализатора тормозит D-нейрон другого. В случае когда на оба локальных анализатора поступают сигналы интенсивности, то вследствие тормозного взаимодействия сигналы воспринимаются обоими анализаторами одинаково (рис. 5.5).

Если интенсивность освещения тест-поля больше интенсивности освещения индуцирующего поля, то на участке тест-поля будут возбуждены детекторы одного из уровней белого цвета. Если же яркость тест-поля будет ниже яркости индуцирующего поля, то на участке тест-поля будут возбуждены вторичные детекторы черных оттенков. Таким образом, ахроматический цвет тест-поля будет зависеть от соотношения возбуждений на участке тест-поля и индуцирующего поля. Это вместе с тем дает объяснение одновременного ахроматического контраста.

5.2.3. Порог и субъективное расстояние в анализаторе интенсивности

Из сферической модели анализатора интенсивностей вытекает, что все множество различий по интенсивности определяется плотностью распределения вторичных детекторов на единичном интервале измерения интенсивности. Если плотность постоянна, то порог различения измеряется величиной той интенсивности, которую следует прибавить к стимулу, чтобы создать за счет комбинации возбуждений B- и D-нейронов перемещение максимума возбуждения с одного вторичного детектора на другой, соседний детектор. Абсолютным порогом называется та минимальная интенсивность, при которой минимум возбуждения с вторичного детектора, соответствующего «собственному свету сетчатки», переместится на соседний вторичный детектор интенсивности. Субъективное различие между сигналами двух разных интенсивностей в этой модели измеряется расстоянием между теми вторичными детекторами, которые были возбуждены соответствующими сигналами (рис. 5.6).

Введем понятие порога и субъективного расстояния. При отсутствии сигнала, как указывалось, возбуждение системы первичных детекторов отлично от нуля. Возбуждение в равной степени распределено между B- и D-нейронами, составляя «собственный свет сетчатки». Этому «собственному свету сетчатки» соответствует на схеме положение вектора возбуждения под углом 45° к оси абсцисс. При возрастании интенсивности сигнала возбуждение в B-нейроне увеличивается, а в D-нейроне уменьшается так, что сумма квадратов из возбуждений остается постоянной величиной. Поворот вектора возбуждения на угол ψ с одного детектора на другой является мерой субъективного различия между сигналами. Порог различения $\Delta\psi$ измеряется углом, разделяющим соседние детекторы. Абсолютный порог относится к тому случаю различения сигналов, когда возбуждение с детектора, соответствующего «собственному свету сетчатки» переходит на соседний детектор, соответствующий минимальной интенсивности сигнала на входе.

5.2.4. Адаптация и эффект последовательного контраста

Важнейшим видом адаптации в анализаторе интенсивности является адаптация в звене первичных детекторов, пропорциональная степени возбуждения каждого из них. Возбуждения B- и D-нейронов, соответствующие «собственному свету сетчатки», равны. Поэтому при адаптации чувствительность в B- и D-нейронах изменяется в равной степени. Однако стимулы большей интенсивности, характеризуясь большим уровнем возбуждения B-нейрона, в результате адаптации будут восприниматься все слабее. Это происходит вследствие поворота вектора возбуждения в направлении, соответствующем «собственному свету сетчатки», где возбуждения B- и D-нейронов равны (рис. 5.7).

При действии яркого света на индуцирующее поле почернение в тестовом поле также будет ослабевать в результате адаптации B-нейрона на участке индуцирующего поля и D-нейрона на участке тест-поля.

Адаптация в звене первичных детекторов будет оказывать влияние на последующие раздражения. Это объясняется тем, что после адаптации некоторое время чувствительность первичных детекторов остается сниженной пропорционально степени их исходного возбуждения. Рассмотрим случай, когда локальный анализатор интенсивности был ярко освещен. В этом случае чувствительность сильно возбужденного B-нейрона снизилась больше, чем слабо возбужденного D-нейрона. Если теперь освещение выключить, то сниженная чувствительность B-нейрона даст более слабое фоновое возбуждение, чем фоновое возбуждение D-нейрона. В результате компоненты вектора возбуждения окажутся разными: компонента B-нейрона будет меньше, чем D-нейрона. Это приведет к тому, что теперь будет возбужден другой вторичный детектор, а именно такой, связи которого пропорциональны этим значениям возбуждения. Таким вторичным детектором будет детектор черного цвета, который возбуждается обычно под влиянием освещения индуцирующего поля, когда степень возбуждения D-нейрона увеличивается, а B-нейрона уменьшается (рис. 5.8).

В результате участок тест-поля, подвергнутый предварительному освещению, будет воспринят после выключения света как более черный относительно собственного

серого цвета всех других участков зрительного поля. Это почернение сохраняется в течение всего времени, пока чувствительность B-нейрона остается пониженной. Кроме адаптации первичных детекторов, имеет место адаптация на уровне рецепторов. Эта адаптация снижает чувствительность к внешним сигналам так, что характеристика реакции рецептора от интенсивности сигнала смещается вдоль оси интенсивности в сторону больших значений. Соотношение возбуждений B- и D-нейронов при этом не меняется. Однако абсолютный порог, выраженный в единицах физической силы стимула, возрастает. Возрастают и разностные пороги, измеренные приростом силы раздражителя.

5.2.5. Структура локального цветового анализатора

Чтобы изолированно изучить цветовой анализатор, входящий как часть в анализатор интенсивности цвета, надо зафиксировать интенсивность цвета. В этом случае B-нейрон входит в систему в качестве компонента, определяющего насыщенность цвета. Локальный анализатор цвета состоит из слоя рецепторов — колбочек, слоев первичных и вторичных селективных детекторов цвета. При этом B-нейроны выполняют функцию белой составляющей (Wh) равноярких цветов (рис. 5.9). Когда сигнал на входе изменяется, возбуждение колбочек перекодируется в комбинацию возбуждений первичных детекторов, связанных с вторичными так, что сумма квадратов их возбуждений равна константе. В случае изменения комбинации возбуждений первичных детекторов максимум возбуждения с одного вторичного детектора перемещается на другой, отображая изменение цвета [11].

Проверка данной структуры цветового анализатора в физиологическом эксперименте подтверждает, что реакции горизонтальных клеток (представляющих собой первичные детекторы) образуются в результате линейной комбинации возбуждений колбочек. При этом сумма квадратов возбуждений трех типов горизонтальных клеток для равноярких цветов равна константе. Что касается вторичных рецепторов цвета, то нейроны, селективные к разным оттенкам цвета, были найдены в верхних слоях переднего двухолмия и зрительной коре обезьяны. Таким образом, различные комбинации спектров, падающих на сетчатку,

отображаются на квазирецептивную поверхность, образованную множеством цветоселективных детекторов.

5.2.6. Сферическая модель цветового зрения

Все множество равноярких цветов расположено на поверхности сферы. Белый цвет, при котором вклады (RG) и (BY) равны нулю, расположен на полюсе. В этом случае вклад белой составляющей (Wh) = 1. Линия монохроматических излучений проходит по сфере в виде линии, то приближающейся, то удаляющейся от экваториальной плоскости. Линия монохроматических цветов замыкается пурпурными цветами, образованными смесью излучений синего и красного цветов. Субъективное различие ψ между цветами измеряется дугой, разделяющей концы соответствующих векторов возбуждений (рис. 5.10). Психофизические опыты показывают, что субъективные различия между цветами совпадают с расстояниями, измеренными между точками, представляющими цвета в сферической модели цветового зрения. В этой модели три евклидовы координаты цветового пространства образуют физиологические каналы переработки информации — систему RG, BY и Wh. Психофизические характеристики цвета представлены угловыми координатами. Горизонтальный угол определяет цветовой тон, а вертикальный — насыщенность цвета как степень его отличия от белого [16].

5.2.7. Цветовая адаптация

Цветовая адаптация реализуется в рецепторах и первичных детекторах. Доказательством существования адаптации на уровне первичных детекторов служит адаптация к белому цвету, когда все рецепторы возбуждены одинаково. Одновременно адаптация к белому цвету подтверждает, что белая составляющая является интегральной составляющей восприятия цвета. При адаптации к белому цвету преимущественно возбуждается только белая составляющая. Системы RG и BY белым цветом не затрагиваются. В результате снижается чувствительность только белой составляющей. Поэтому доля вклада систем RG и BY возрастает. Если теперь после адаптации к белому подать различные монохроматические цвета, то они будут восприниматься более насыщенными в результате того, что

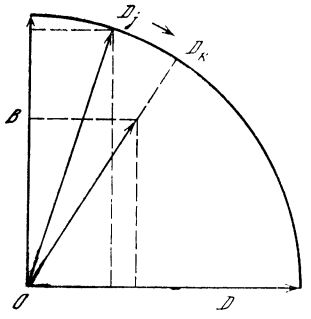
их белая компонента *Wh* будет уменьшена в силу снижения чувствительности этой системы. При адаптации к различным цветам эффект адаптации будет различен. Если вектор возбуждения адаптирующего цвета будет обладать равными компонентами *RG* и *BY*, то в ходе адаптации чувствительность этих систем изменится одинаково, и цвет не изменится. В зависимости от вклада белой составляющей насыщенность этого цвета будет меняться по-разному: снижаться, если исходная насыщенность высока, и повышаться, если исходная насыщенность низка. Другие цвета будут претерпевать в ходе адаптации еще более сложные изменения в зависимости от состава компонентов вектора возбуждения. Так, цвета, близкие к синему, будут сильно снижать чувствительность *BY*-составляющей, но слабо влиять на систему *RG*. В результате в процессе адаптации вектор цвета будет поворачиваться в направлении к одному из стабильных положений, где компоненты вектора возбуждения одинаковы [37].

5.2.8. Последовательный цветовой контраст

Цвет, вектор возбуждения которого имеет равные компоненты, не только не будет сильно меняться в процессе адаптации, но он не повлияет и на эффект последующих раздражений, поскольку чувствительность всех первичных рецепторов изменится одинаково.

Что касается случаев, когда компоненты вектора цветового возбуждения не равны, то, кроме изменений цвета в ходе адаптации, они могут вызвать эффект последействия в результате того, что чувствительность разных первичных детекторов после их воздействия становится различной. Вернемся к адаптации в отношении белого цвета. Сам белый цвет в ходе адаптации не меняется по цвету, поскольку компоненты *RG* и *BY* остаются равными нулю. Однако все же возникает эффект последействия. Правда, оттенок цвета не меняется (ведь чувствительность *RG*- и *RY*-систем не изменилась), однако насыщенность этих цветов возрастает в силу того, что вклад их белой составляющей в результате снижения чувствительности В-нейрона уменьшится.

Насыщенные цвета, для которых одна из ортогональных систем цвета равна нулю, не меняя цветового тона в ходе адаптации, убывают по насыщенности. Кроме того, они создают последовательный цветовой контраст. Так,



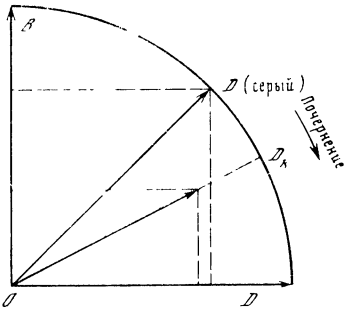
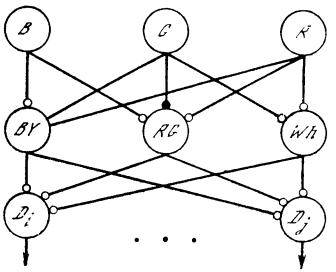


Рис. 5.7. Ослабление воспринимаемой интенсивности в результате развития адаптации преимущественно в B-нейроне

Рис. 5.8. Появление последовательного контраста в виде почернения поля, подвергнутого предварительному освещению



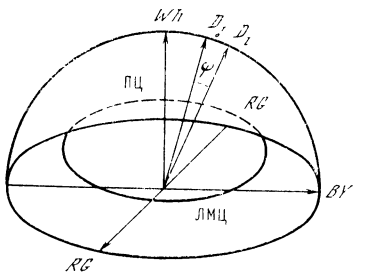


Рис. 5.9. Локальный анализатор равноярких цветов

Рис. 5.10. Сферическая модель равноярких цветов

ЛМЦ — линия монохроматических цветов, ПЦ — пурпурные цвета

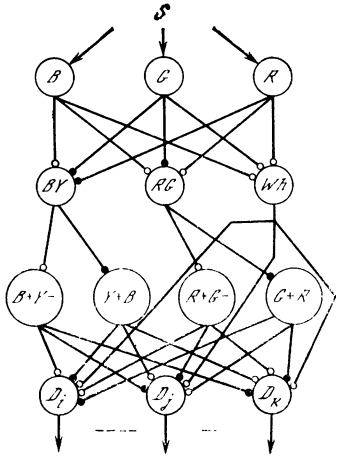


Рис. 5.11. Уточненная структура цветового анализатора

D — детекторы цвета

белый цвет, предъявленный после синего, становится желтым. Это связано с тем, что сине-желтая система состоит из двух подсистем: $Y+B-$ и $B+Y-$. Когда чувствительность синей подсистемы снизилась, вклад желтой подсистемы возрос. В случае адаптации к желтому цвету белый цвет в последействии синеет. Еще более сложные процессы наблюдаются в последействии, когда адаптацией системы RG и BY затрагиваются в разной степени. Дело в том, что система RG также состоит из двух подсистем R_+G_- и G_+R_-. В результате белый цвет в последействии меняется на дополнительный. Анализ адаптации и последовательного контраста в цветовом анализаторе позволяет уточнить структуру цветового анализатора, выделить второй слой первичных детекторов, в котором отрицательные участки характеристик заменены на положительные (рис. 5.11).

Вторичные детекторы получают возбуждение посредством импульсных посылок, которые возникают только при деполяризации клетки. Таким образом, появление раздельных систем обеспечивает передачу информации и тогда, когда в системах RG и BY сигналы являются отрицательными.

Каждый октант полусферы, на котором локализовано определенное подмножество цветов, обслуживается комбинацией двух подсистем цвета и белой составляющей. Эти подсистемы можно выделить в нижних и средних слоях наружного коленчатого тела обезьяны.

5.2.9. Взаимодействие локальных анализаторов цвета: одновременный контраст

При рассмотрении одновременного контраста в цветовом анализаторе следует учитывать существование множества локальных анализаторов цвета, первичные детекторы которых связаны между собой латеральным торможением. Это торможение реализуется на уровне разделения систем на подсистемы $+B\text{-}Y$, $+Y\text{-}B$ (рис. 5.12).

Рассмотрим простейшую цветовую структуру, представленную тестовым и индуцирующим полями. Сначала ограничимся равнояркими цветами, фиксируя значение черной составляющей. Пока вектор возбуждения на тестовом поле равен вектору на индуцирующем поле, цвет воспринимается без изменений, поскольку соотношение компонентов векторов возбуждения не изменяется. В том

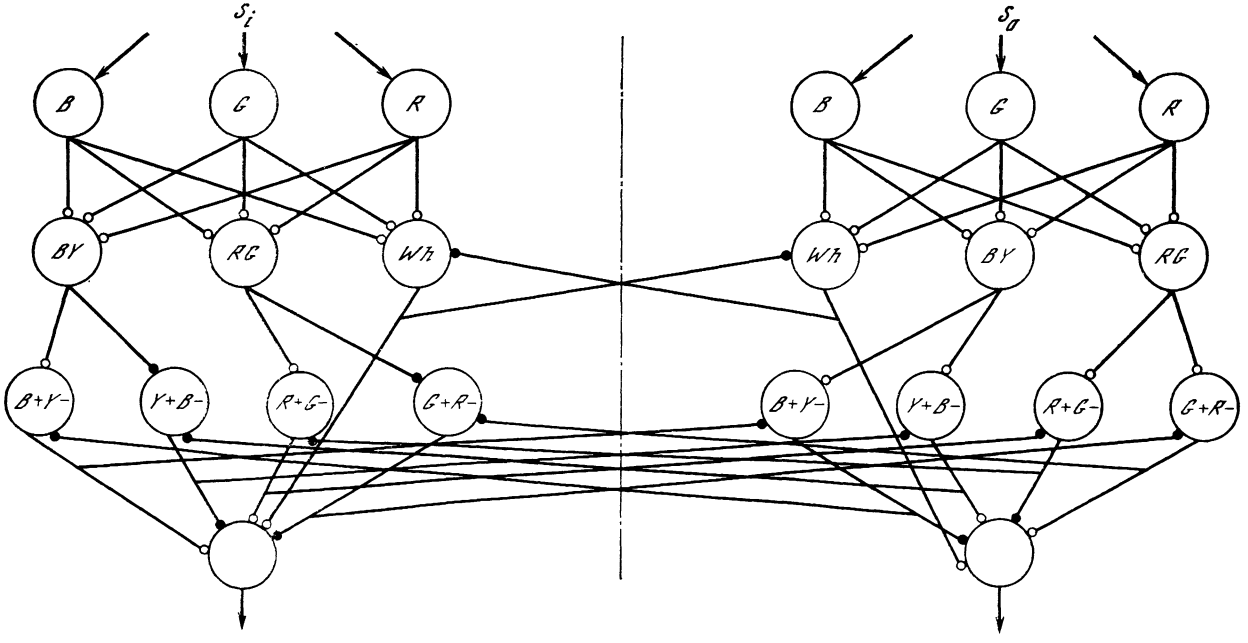


Рис. 5.12. Взаимодействие локальных анализаторов цвета

S_i — индуцирующее поле, S_a — тестовое поле

случае, когда индуцирующее поле синее, а на тестовое поле подается белый цвет, белый цвет тестового поля желтеет. Это происходит потому, что вклад синего компонента на тест-поле снижается под влиянием латерального торможения одноименных синих первичных детекторов. Доля желтой составляющей при этом возрастает. Аналогичным образом на тестовом поле будут возникать изменения белого цвета под влиянием разного цвета индуцирующего поля (рис. 5.13).

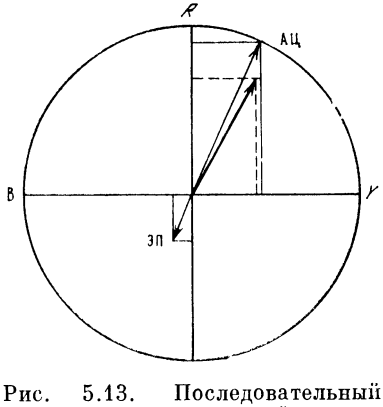


Рис. 5.13. Последовательный контраст. Проекция сферы на экваториальную плоскость

АЦ — адаптирующий цвет, ЭП — эффект последействия

В том случае, когда индуцирующее поле бело, а тест-поле хроматическое, насыщенность тест-поля возрастает под влиянием уменьшения вклада белой составляющей на тест-поле за счет влияния индуцирующего поля.

Рассмотренные выше эффекты относились к случаю, когда интенсивность на индуцирующем и тестовом полях была одинакова. Чтобы описать все разнообразие эффектов одновременного контраста, включая эффект почернения, нужно использовать цветовую модель в виде сферы в четырехмерном пространстве.

5.2.10. Кодирование оттенков черного цвета

Под влиянием белого индуцирующего поля большей яркости, чем тестовое поле, освещенное хроматическим цветом, уровень возбуждения B-нейрона на тестовом поле понизится, а D-нейрона возрастет. Вследствие этого у вектора цвета появится черная составляющая. В результате на участке тест-поля будут возбуждены вторичные детекторы, кодирующие оттенки черного цвета.

Меняя яркость и цвет индуцирующего поля, можно менять цвет, а также степень освещенности цвета тестового поля. Все множество оттенков цветов на участке тестового поля можно представить на поверхности сферы в четырехмерном пространстве. При этом можно объяснить

парадоксальные с обычной точки зрения опыты Ленда, которые заключаются в том, что все многообразие оттенков пространственно-сложных цветовых паттернов можно получить, используя всего две спектральные составляющие. Дело заключается в том, что пространственно-разные участки генерируют в соседних участках за счет механизма латерального торможения всевозможные дополнительные цвета. При этом общее многообразие цветов равно сумме данных и индуцируемых, что образует все множество возможных цветовых различий.

Все операции, связанные со сложением цветов, адаптацией и одновременным контрастом, описываются преобразованием четырехмерных векторов, образующих сферу. В зависимости от того, какие параметры сигнала фиксированы, цветовое разнообразие редуцируется до трехмерной сферы (множество равноярких цветов), окружности (множество архроматических цветов разной яркости и множество равноярких цветов данной насыщенности).

5.2.11. Локальный анализатор наклона линии

Множество локальных анализаторов элементов изображения составляет анализатор формы. Для ограниченного участка зрительного поля анализ элементов формы сводится к выделению линии определенного наклона. Таким образом, локальный анализатор формы сводится к локальному анализатору наклона линии. Анализатор наклона линии состоит из первичных детекторов, градуально реагирующих на наклон линии, и вторичных детекторов, селективно отвечающих на определенный наклон. Первичные детекторы связаны с рецепторами, расположенными на участке сетчатки, образующем по форме восьмерку. При изменении наклона линии в пределах рецептивного поля возбуждение на выходе одного из первичных детекторов пропорционально синусу двойного угла, а на выходе другого — косинусу двойного угла наклона линии. Первичные детекторы образуют ортогональную систему координат, связанную с набором вторичных детекторов [3].

Каждый вторичный детектор характеризуется вектором связей с разными коэффициентами связи в качестве компонентов. Каждому направлению линии, лежащей в пределах рецептивного поля, соответствует определенная комбинация возбуждений первичных детекторов,

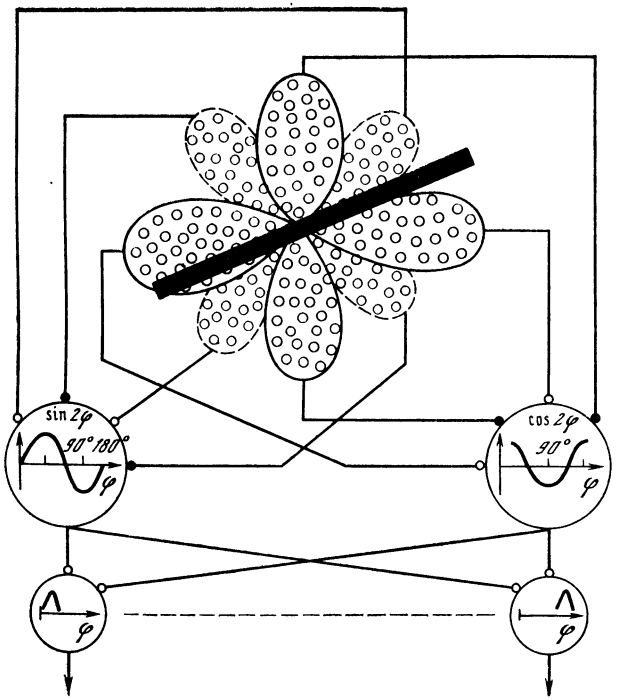


Рис. 5.14. Локальный анализатор наклона линии

создающая максимум возбуждения на одном из вторичных детекторов. Таким образом, проходящая через центр рецептивного поля прямая линия генерирует два сигнала, представленные в полярных координатах с началом в центре матрицы функциями: $\rho_1 = |\sin 2\varphi|$, $\rho_2 = |\cos 2\varphi|$, где ρ_1 и ρ_2 — длина радиуса-вектора, проведенного в направлении τ. При этом рецепторы обладают одинаковой чувствительностью, а плотность их распределения в пределах рецептивного поля одинакова. Каждый первичный детектор производит алгебраическое суммирование сигналов разного знака, поступающих от двух, равных по площади, рецептивных полей.

При действии на данный локальный анализатор равномерного пространственного шума сигналы с этих участков взаимно вычитаются и не препятствуют выделению наклона линии. При действии двух прямых линий на участке одного локального анализатора наклона вызы-

ваемые ими сигналы суммируются, в результате чего возникает эффект смешения и вместо двух линий воспринимается одна линия промежуточного наклона. Когда две линии в пределах локального анализатора наклона ортогональны, эффект смешения приводит к взаимному вычитанию векторов возбуждения и на участке анализатора линия вообще не воспринимается. Такая «аннигиляция» сигналов в локальном анализаторе наклона линии объясняет иллюзию «разорванных проводов», состоящую в том, что при наблюдении за пересекающимися телеграфными проводами на участке их пересечения возникает кажущийся разрыв. Следует подчеркнуть, что локальный анализатор наклона реализует отображение наклона прямой в положение вектора возбуждения. Перцептивное расстояние, измеряемое наклоном вектора возбуждения, растягивается в два раза. Так, например, если угол между прямыми составляет 90°, то угол между векторами возбуждения составляет 180°. Поэтому эффект «аннигиляции» при смешении имеет место при угле между прямыми 90° (рис. 5.14). Из эффекта смешения в пределах локального анализатора следует, что в каждом локальном анализаторе наклона выделяется всегда один элемент изображения, из которых в детекторах более высокого порядка строится анализатор формы.

5.2.12. Эффект адаптации в анализаторе наклона линии

При длительном действии сигнала чувствительность первичных детекторов снижается тем больше, чем выше уровень возбуждения данного детектора. При равенстве уровней возбуждения первичных детекторов компоненты вектора возбуждения в ходе адаптации остаются равными друг другу и восприятие наклона линии не изменяется. Если вызванные наклоном линии возбуждения первичных детекторов не равны, то под влиянием адаптации они изменятся в разной степени. В результате определяемый возбуждениями первичных детекторов вектор возбуждения повернется на величину, пропорциональную разнице в степени адаптации первичных элементов. Соответственно максимум возбуждения на наборе вторичных детекторов переместится с одного детектора на другой, и линия будет восприниматься как изменившая свой наклон. При длительном наблюдении за прямой линией под влиянием

адаптации возникает иллюзия изменения ее наклона, известная в психофизике как эффект Гибсона.

Адаптация, вызвавшая в первичных детекторах снижение чувствительности, некоторое время удерживается. Поэтому тест-линия, представленная вслед за адаптирующей линией, воспринимается иллюзорно. Наклон этой линии определяется различием в чувствительности первичных детекторов, которое возникло в результате адаптации. Наклоны адаптирующей линии, при которых возбуждения первичных детекторов остаются равными друг другу, иллюзий не вызывают. Таким образом, изучая адаптационные эффекты в анализаторе наклона, можно выявить случаи, когда возбуждения первичных детекторов равны друг другу. Линии с наклоном 0, 45, 90 и 135°, являются стабильными, они не меняют величины наклона при адаптации и не создают эффектов последействия. Все другие наклоны линии характеризуются иллюзионным изменением наклона в направлении к одному из стабильных положений. Учитывая, что характеристики первичных детекторов равны синусу и косинусу двойного угла соответственно, ось рецептивного поля должна быть повернута относительно оси абсцисс на 22°30′. Выбрав за основу координатную систему поля гравитации, можно сказать, что компоненты вектора возбуждения равны: $f_1 = \sin 2(\varphi + 22°30')$, $f_2 = \cos 2(\varphi + 22°30')$. При $\varphi = 0, 45, 90, 135°$ $f_1 = f_2$. В этих случаях при адаптации не будет наблюдаться ни субъективного изменения наклона прямой, ни эффекта последействия в виде иллюзии изменения наклона предъявленной позже тест-линии. Во всех промежуточных положениях адаптирующей линии адаптация действует так, что вектор возбуждения приближается к ближайшему стабильному состоянию (рис. 5.15). Если конец вектора возбуждения с компонентами $f_1 = \cos 2(\varphi + 22°30')$ и $f_2 = \sin 2(\varphi + 22°30')$ расположить на окружности, то под влиянием адаптации вектор будет поворачиваться к одному из стабильных положений, а именно к тому, которое ближе к данному положению адаптирующей прямой. Соответственное изменение будет претерпевать восприятие тест-линии, предъявляемой вслед за адаптирующей прямой.

В результате адаптации первичных детекторов локального анализатора наклона прямой линии дифференциальная чувствительность в отношении разных градаций наклона прямой увеличивается. Субъективное различие между

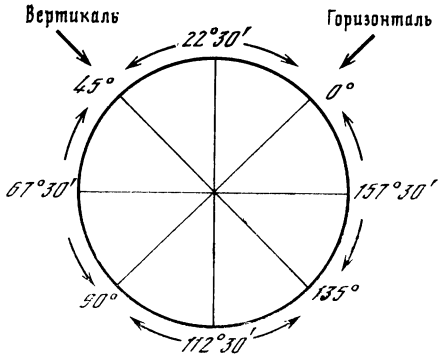
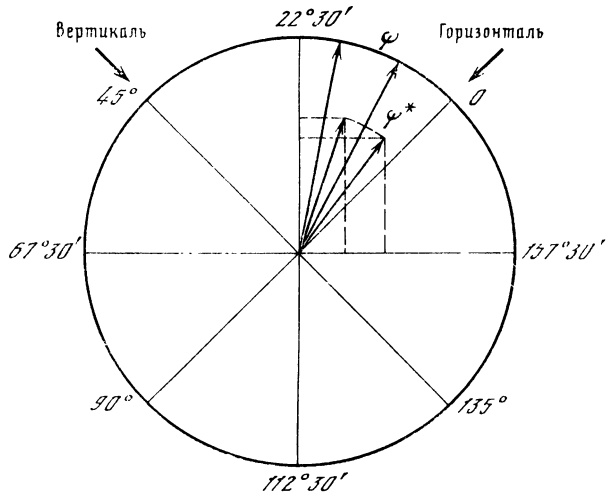


Рис. 5.15. Поворот вектора возбуждения в направлении стабильных положений 0, 45, 90, 135°

Рис. 5.16. Возрастание субъективного различия между наклонами линий после адаптации $\psi^* > \psi$ к $\psi = 22°30'$



наклонами двух линий определяется углом между вызванными этими наклонами линий векторами возбуждения. Под влиянием адаптации субъективное различие возрастает (рис. 5.16).

Наиболее сильно дифференциальная чувствительность возрастает по отношению к наклонам прямой, которые близки к наклону адаптирующей прямой. Дифференциальная чувствительность локального анализатора наклона линии обратно пропорциональна дифференциальному порогу — величине изменения сигнала, необходимой для поворота вектора возбуждения на угол, разделяющий соседние вторичные детекторы.

Рассмотренные выше селективно настроенные на соот-

ветствующие значения наклона линии вторичные детекторы по своим характеристикам совпадают с детекторами наклона линии, описанными Хьюбелом и Визелом. Однако структура связей вторичных детекторов наклона отличается тем, что в преобразовании сигналов участвуют первичные детекторы — градуальные нейроны, сигналы на выходе которых пропорциональны синусу и косинусу двойного угла наклона.

Такая структура организации детекторов наклона прямой подтверждается данными Кройцфельдта о том, что реакция коркового детектора наклона обеспечивается за счет участия всего двух-четырех клеток наружного коленчатого тела. Видимо, эти клетки наружного коленчатого тела образуют первичные градуальные детекторы локального анализатора наклона линии. Адекватность рассмотренной модели реальным нейронным структурам подтверждается следующим эффектом: при появлении в рецептивном поле коркового детектора наклона двух линий он реагирует на них, как на одну линию промежуточного наклона [50]. Такой эффект имеет место, если линии в пределах одного локального анализатора действуют на общие промежуточные элементы — первичные детекторы.

5.2.13. Одновременный контраст как результат взаимодействия локальных анализаторов наклона линии

Отдельные локальные анализаторы наклона взаимодействуют между собой посредством латерального торможения между их одноименными первичными детекторами. Это латеральное торможение является функцией расстояния между локальными анализаторами.

Рассмотрим два локальных анализатора, одноименные первичные детекторы которых связаны латеральным торможением (рис. 5.17). На каждый анализатор действует своя прямая, вызывая в первичных детекторах различные векторы возбуждения. В случае симметричного латерального торможения наклоны прямых одинаковы, субъективный наклон каждой из них останется тем же. Не меняется и восприятие наклона прямых, ортогональных друг другу. В том случае, когда прямые образуют острый угол, угол между ними субъективно увеличивается. В случае, когда прямые образуют тупой угол, его величина субъек-

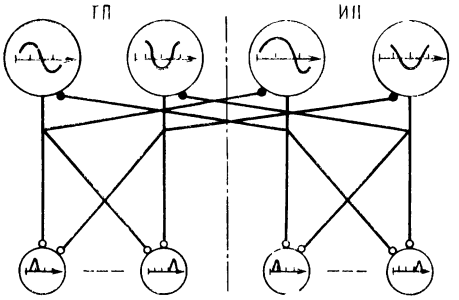
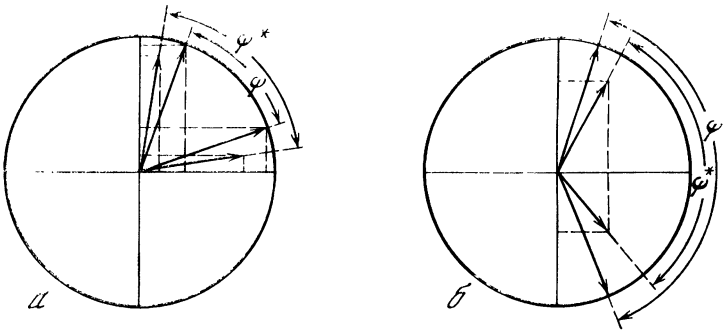


Рис. 5.17. Латеральное торможение одноименных первичных детекторов локальных анализаторов

Рис. 5.18. Расширение острых и сужение тупых углов



тивно приуменьшается (рис. 5.18). Это субъективное изменение наклона прямых связано с тем, что возникающий в каждом локальном анализаторе вектор возбуждения изменяется под влиянием латерального торможения. Изменение этого вектора приводит к перемещению возбуждения с одного вторичного детектора наклона на другой. При этом смена номера детектора воспринимается как изменение наклона линии.

На уровне первичных детекторов латеральное торможение между одноименными первичными детекторами выражается в градуальном изменении величины ответа каждого первичного детектора. На уровне вторичных детекторов развивающееся между одноименными первичными детекторами разных локальных анализаторов наклона латеральное торможение выражается в изменении положения максимума возбуждения. На уровне отдельного первичного детектора наклона показано, что при предъявлении на тест-поле полос оптимального наклона реакция детектора достигает максимума. Если теперь на окружающее индуцирующее поле подать полосы того же наклона, то ответ детектора подавляется. При увеличении разли-

чия между наклонами полос на тест-поле и на индуцирующем поле латеральное торможение ослабевает, исчезая тогда, когда разность углов наклона полос составляет 45°. При дальнейшем увеличении угла появлялся эффект усиления, который исчезает при разности углов 90°.

5.2.14. Детекторы наклона линии, построенные из разных по размеру элементов

Первичные детекторы наклона соединены с нейронами, рецептивные поля которых обладают концентрическими полями. Размеры этих концентрических полей могут быть разными. Эти нейроны образуют как бы «зерно», из которого составляется изображение линии. Существуют разные первичные детекторы в отношении размера зерна их зернистой структуры.

Показано, что нейроны, селективные в отношении одного наклона, образуют колонку, в которой на поверхности коры находятся мелкозернистые детекторы наклона, а в глубине коры — «крупнозернистые». В соседних колонках находятся детекторы с другим наклоном, размер зерна которых также растет от поверхности в глубину коры. Группа колонок, образованных детекторами разного наклона, представляющая участок сетчатки и соответствующую область зрительного поля, называется гиперколонкой. Эта область зрительного поля соответствует локальному анализатору наклона. Таким образом, локальный анализатор наклона реализует параллельное отображение наклона линии на детекторах наклона разного размера зерна. Если гиперколонку представить в виде последовательности колонок (развернуть гиперколонку на плоскости), то локальный анализатор можно представить матрицей рецепторов наклона. По каждой стороне такой матрицы расположены детекторы с одним и тем же размером зерна, а в каждом столбце — детекторы определенного наклона. Такой способ отображения линии на детекторах с разным размером зерна позволяет параллельно выделять линии разной ширины. При предъявлении сигнала в виде решетки определенной пространственной частоты отвечают те детекторы наклона, размер детектируемого зерна которых соответствует пространственной частоте решетки. Изображение оказывается, таким образом, представленным на наборе элементов, характеризующим как общие очертания, так и детали его текстуры.

5.2.15. Детекторы длины линии

В результате работы локальных анализаторов вся внешняя сцена описывается номерами детекторов наклона. Следующий уровень интеграции — объединение одинаковых детекторов наклона в детекторы сегментов разной длины и направления. Рассмотрим один наклон линии. В отдельных участках зрительного поля находятся первичные детекторы длины линии данного направления. Часть из этих первичных детекторов характеризуется возрастанием разряда при увеличении числа вторичных детекторов данного наклона на участке интеграции. Другая часть первичных детекторов длины линии отвечает снижением уровня возбуждения с возрастанием длины линии. Первичные детекторы длины линии связаны с вторичными детекторами, селективно настроенными на определенную ее длину.

Таким образом, линии классифицируются по длине с помощью детекторов длины линии. В пользу такой структуры преобразования информации говорит факт последовательного и одновременного контраста в отношении длины линии, который связан с адаптацией и латеральным торможением между первичными детекторами длины линии. Анализатор длины линии состоит из первичных и вторичных детекторов длины линии (рис. 5.19). При изменении длины линии каждый вторичный детектор обнаруживает селективную настройку на длину, давая максимум возбуждения, который не смещается при изменении контраста или длительности экспозиции. К классу нейронов-детекторов длины линии принадлежат гиперсложные клетки зрительной коры. Следующий слой образован детекторами структур, построенных из детекторов сегментов разной длины и наклона, обладающих общей точкой. Детекторы структур выделяют комбинации связанных сегментов. Еще более высокий уровень анализа основан на синтезе детекторов структур в детекторы комбинаций структур. Эти детекторы и составляют анализатор формы в собственном смысле этого слова. Детекторы комбинаций структур можно назвать детекторами элементарных форм. Нейроны, селективно реагирующие на сложные зрительные стимулы, были найдены в инферотемпоральной коре обезьян.

Набор детектором элементарных форм определяет алфавит классификации объектов. При нарушении высших

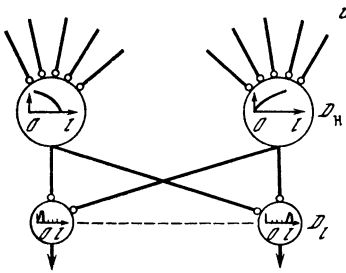


Рис. 5 .19. Анализатор длины линии

$D_н$ — детектры фиксированного наклона, D_l — детекторы длины линии, l — длина линии

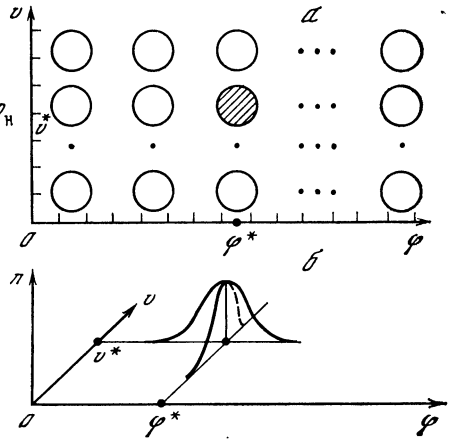


Рис. 5.20. Поле детекторов, чувствительных к разным комбинациям скорости — направления (*а*), селективный ответ одного такого детектора (*б*)

v — скорость, φ — направление, n — количество импульсов на выходах детекторов

отделов зрительного анализатора вместо форм выделяются только отдельные структуры или сегменты.

5.2.16. Анализатор направления и скорости движения

Локальный анализатор направления и скорости движения объектов является единым анализатором, вторичные детекторы которого селективно настроены на определенную комбинацию направления и скорости движения (рис. 5.20). Исследование реакций зрительной коры кролика в условиях систематического изменения направления и скорости движения точки позволило выделить популяцию нейронов, селективно реагирующих на определенную комбинацию скорости и направления движения [17].

Локальный участок сетчатки представлен тремя первичными детекторами. Два первичных детектора составляют ортогональную систему координат для определения направления движения, а третий первичный детектор возбуждается пропорционально скорости движения. Эти три типа первичных детекторов конвергируют на вторичных детекторах с разными коэффициентами связи, среди которых возбуждается тот вторичный детектор, связи

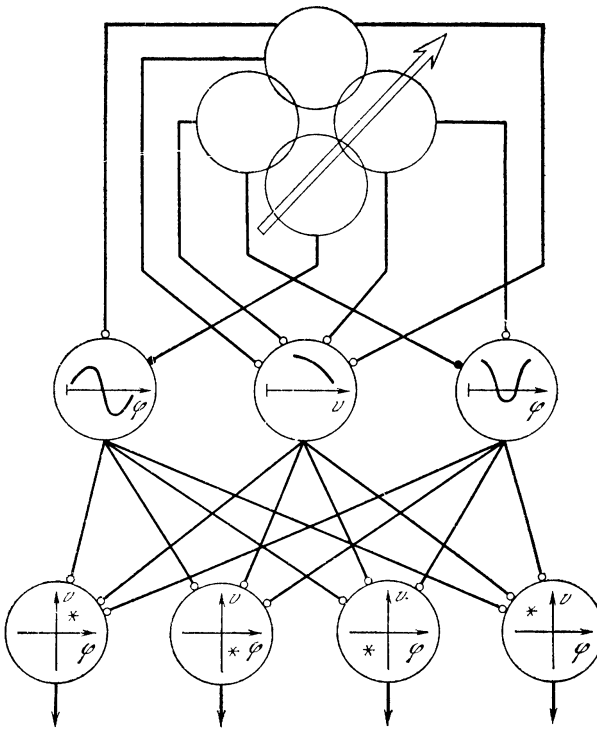


Рис. 5.21. Локальный анализатор скорости v и направления φ (* — детектируемое направление и скорость)

которого с первичными детекторами пропорциональны поступающим с первичных детекторов возбуждениям (рис. 5.21).

Таким образом, анализатор скорости-направления представляет собой отображение движущихся объектов на поверхность сферы в трехмерном пространстве, образованной вторичными детекторами в качестве координат перцептивного пространства. Субъективные различия характеризуются двумя параметрами: направлением и скоростью движения. Направление движения в модели представлено горизонтальным углом, а скорость — вертикальным. Максимальной скорости движения объекта соответствует положение точки на полюсе. Снижение скорости ведет к перемещению отображающей стимул точки к плоскости экватора: $x_1^2 + x_2^2 + x_3^2 = R^2$, где x_1 — воз-

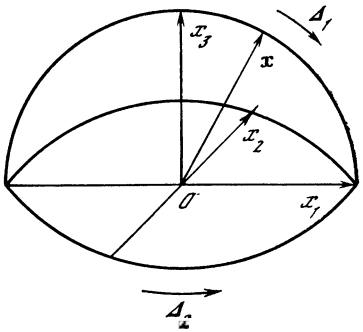


Рис. 5.22. Сферическая модель анализатора скорости — направления движения

x — направление движения, x_2 — вертикальная составляющая направления движения, x_3 — скорость, Δ_1 — изменение скорости, Δ_2 — изменение направления движения, x_1 — горизонтальная составляющая направления движения

буждение первичного горизонтального детектора, x_2 — возбуждение первичного вертикального детектора, x_3 — возбуждение первичного детектора скорости.

Можно обнаружить сходство локального анализатора скорости-направления с локальным анализатором равноярких цветов. Насыщенность цвета — аналог скорости движущихся объектов, а цветовой тон — аналог направления движения (рис. 5.22).

В случае, когда приходящие сигналы имеют постоянную скорость, направление движения определяется двумя координатами $f_1 = \sin \varphi$, $f_2 = \cos \varphi$, где φ — направление движения. В таком случае все множество вторичных детекторов направления движения можно представить на окружности. При изменении направления максимум возбуждения перемещается с одного детектора на другой. Если направление движения фиксировано, изменение скорости приводит к перемещению возбуждения с одного детектора скорости на другой по одному из меридианов, определяемому заданным направлением движения. Возникает вопрос о том, как ориентированы первичные детекторы направления движения относительно вектора силы тяжести.

Ответить на этот вопрос позволяет изучение адаптации в системе первичных детекторов. Стабильными направлениями движения являются 0, 90, 180 и 270°, при которых длительное наблюдение за движущимся объектом не изменяет кажущегося направления движения. Поэтому оси координат нужно повернуть на 45°. Такой вывод подтверждается эффектом последействия, достигающим максимума при углах движения 45, 135, 225 и 315° относительно линии силы тяжести. Стимулы, движущиеся в пределах одного локального анализатора, неотличимы от од-

ного стимула, движущегося в промежуточном направлении. Все поле зрения образовано множеством локальных анализаторов скорости — движения, одноименные первичные детекторы которых связаны латеральным торможением. При угле между траекториями движения в разных локальных анализаторах меньше 180° субъективное различие между направлениями движения увеличивается. Если же угол между траекториями движения больше 180°, то субъективное различие между направлениями уменьшается. Адаптация в первичном анализаторе скорости также приводит к эффекту последействия. Латеральное торможение между детекторами скорости приводит к субъективному увеличению различий в скорости движения нескольких объектов.

5.2.17. Стереоанализатор

Стереозрение позволяет локализовать объект на определенном расстоянии относительно точки фиксации глаз. Сигналом глубины является степень различия между изображением, проецируемым на сетчатку двух глаз. Исследование стереозрения у человека показывает, что «стереослепыми» бывают отдельные участки поля зрения. Поэтому можно предположить, что стереозрение образовано системой локальных стереоанализаторов, воспринимающих глубину в определенных направлениях. Каждый из стереоанализаторов состоит из первичных детекторов глубины, градуально возбуждаемых при удалении и приближении сигнала к точке фиксации. Первичные детекторы разных глаз связаны с вторичными детекторами, возбуждаемыми селективно при определенной величине удаления стимула (рис. 5.23) [99]. Стереодетекторы, селективно настроенные на определенное удаление стимула в определенном направлении, были обнаружены в зрительной коре кошки. Что касается первичных детекторов, то в настоящее время найдены нейроны, градуально возбуждаемые, когда точка находится дальше или ближе точки фиксации. Доказательством того, что в пределах локального стереоанализатора сигналы проходят через ограниченное число первичных детекторов, служит эффект смещения глубин. Эффект смещения в стереоанализаторе заключается в том, что при предъявлении на участке локального стереоанализатора двух стимулов на разном удалении наблюдатель видит один на промежуточном расстоянии. Если ме-

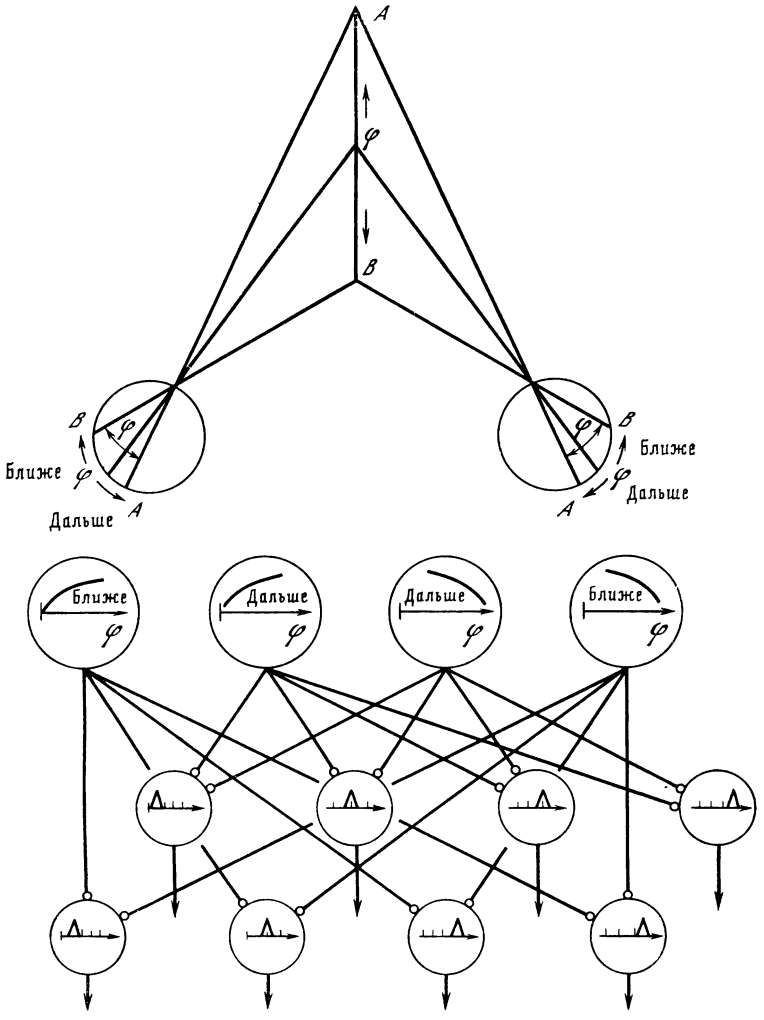


Рис. 5.23. Локальный стереоанализатор

нять по интенсивности по-разному удаленные стимулы, то воспринимаемое положение проходит все промежуточные значения между смешиваемыми стимулами.

Локальный стереоанализатор отдельно кодирует глубину за точкой фиксации и глубину перед точкой фиксации. Это реализуется монокулярными нейронами, реак-

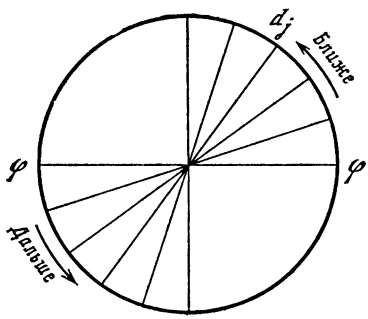


Рис. 5.24. Сферическая модель стереоанализатора

ция которых возрастает или снижается пропорционально перемещению стимула в его рецептивном поле. Сигналы, пропорциональные синусу угла смещения проекции стимула в рецептивном поле нейрона одного глаза, и сигналы, пропорциональные косинусу угла смещения проекции стимула другого глаза, образуют вектор возбуждения, поступающий на набор вторичных детекторов глубины.

При перемещении стимула из точки фиксации в точку А, расположенную за точкой фиксации, проекция этой точки перемещается в рецептивных полях монокулярных детекторов, компоненты вектора возбуждения меняются и максимум возбуждения перемещается по популяции вторичных детекторов «дальше». При перемещении стимула из точки фиксации в более близкую точку В, расположенную перед точкой фиксации, проекция стимула перемещается в рецептивном поле другой пары первичных детекторов, кодирующих положение стимула «ближе». Кодирование осуществляется специальным набором вторичных детекторов. При выпадении одной пары первичных детекторов выпадает восприятие глубины ближе или дальше точки фиксации. Если выпадают обе пары, то в данном направлении поле зрения является «стереослепым» (рис. 5.24) [99]. Разные направления представлены различными локальными анализаторами. То же относится к разным значениям склонения. Наличие первичных детекторов в системе локального стереоанализатора ответственно за эффект адаптации и последовательный эффект. При длительном наблюдении стимула, находящегося за точкой фиксации, точка фиксации субъективно приближается. Происходит это потому, что чувствительность одного из первичных детекторов убывает. В результате возбуждается другой вторичный детектор, соответствующий приближению к точке фиксации. Длительное наблюдение стимула ближе точки фиксации создает иллюзию его удаления. Стимул, расположенный в точке фиксации, так-

же подвергается адаптации либо в виде удаления, либо в виде приближения точки фиксации, в зависимости от того, какой первичный детектор адаптируется больше.

Последействие определяется тем, какие первичные детекторы были предварительно адаптированы. После адаптации к сигналу, более далекому, чем точка фиксации, глубина стимула приуменьшается. После адаптации к более близкому, чем точка фиксации, стимулу воспринимаемая глубина переоценивается. Адаптация повышает различение сигнала по глубине. Локальные анализаторы глубины связаны между собой латеральным торможением так, что один первичный детектор тормозит другой одноименный первичный детектор. В результате латерального торможения между одноименными первичными детекторами разных локальных анализаторов глубины возникает контраст глубины: различие между стимулами, воспринимаемыми разными локальными анализаторами, увеличивается.

Стереоанализатор сходен с анализатором цвета. Каждый участок пространства в пределах локального цветового анализатора приобретает определенную окраску. Точно так же каждый участок пространства в пределах локального стереоанализатора приобретает качественную характеристку глубины. Разница заключается в том, что в локальном цветовом анализаторе имеется три первичных детектора, а в стереоанализаторе — только два. Соответственно изменяется и метрика перцептивного пространства глубины по сравнению с восприятием цвета [38].

Глава 6

УПРАВЛЕНИЕ ДВИЖЕНИЕМ С ПОМОЩЬЮ СТРУКТУР ИЗ НЕЙРОПОДОБНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

6.1. Командный нейрон оборонительного рефлекса как элемент управления

6.1.1. Структура связей командного нейрона

В париетальных ганглиях брюхоногих моллюсков находятся гигантские (около 300 мкм) легко идентифицируемые от препарата к препарату нервные клетки. Эти клетки — командные нейроны оборонительного рефлекса, состоящего в сложной системе движений, закрывающих дыхательное отверстие и последовательно втягивающих тело в раковину. Командные нейроны расположены симметрично в левом и правом париетальных ганглиях. Особенностью командных нейронов является то, что каждый из них в отдельности способен включить всю последовательность движений. Этот эффект исследуют пропусканием деполяризующего тока через введенный в тело гигантского нейрона микроэлектрод — заполненную электролитом пипетку. Когда сдвиг мембранного потенциала достигает порогового уровня и нейрон генерирует спайковый разряд, возникает реакция закрывания дыхательного отверстия и связанные с втягиванием в раковину сложные движения мантии и тела. Оборонительная реакция, вызываемая раздражением одного только командного нейрона, реализуется сложной системой аксонных ветвей, отходящих от командного нейрона и управляющих целым набором мотонейронов. Выявить эту систему аксонов можно, если вводить в тело нейрона через микроэлектрод ионы кобальта, которые проходят по всем отросткам нервной клетки, не распространяясь за границы мембраны.

Последующая реакция на выявление кобальта позволяет проследить ветви аксонов данного командного нейрона. Оказалось, что каждый командный нейрон, кроме ветвей, ведущих в педальные ганглии, дает аксонные ветви в три разных нерва: левый паллиальный, анальный и правый паллиальный нервы. Эти нервы ведут к мантии и ип-

нервируют дыхательное отверстие. Кроме того, ветви аксона идут к педальным ганглиям для управления мышцами тела. Отдельные участки мантии иннервируются разными ветвями. При этом управление зоной дыхательного отверстия дублируется двумя аксонными ветвями, идущими в составе анального и правого паллиального нервов. Микроперерезка отдельных нервов позволяет подтвердить данные о сложной структуре аксонных ветвей, которые получены с использованием кобальта. Таким образом, раздражение одного командного нейрона создает сложный рельеф мышечных сокращений тела, образующий моторное поле командного нейрона.

6.1.2. Рецептивное поле командного нейрона

Каждый командный нейрон оборонительного рефлекса характеризуется универсально широким рецептивным полем, которое включает всю кожную поверхность животного, его внутренние органы, статоцисты и органы зрения. Посредством внутриклеточной регистрации показано, что локальное раздражение тела моллюска вызывает постсинаптические потенциалы. Сильные раздражители вызывают достаточно сильную деполяризацию, приводящую к спайковому разряду, запускающему сложноорганизованный оборонительный рефлекс. В рецептивном поле моллюска имеется высокочувствительная зона — область кожных рецепторов вблизи дыхательного отверстия, даже слабое раздражение которой приводит к спайковому разряду командного нейрона. Широкое рецептивное поле командного нейрона связано с ним независимыми параллельными путями. Такое утверждение основано на следующих результатах экспериментов. Повторяющееся тактильное раздражение одной и той же точки кожи ведет к развитию привыкания: амплитуда постсинаптических потенциалов в нейроне уменьшается и ответ прекращается. Если тактильное раздражение перенести в соседнюю точку, то реакция возникнет снова. Этот эксперимент показывает, что привыкание является селективным в отношении места раздражения и что существуют независимые друг от друга пути, ведущие от разных точек кожи к одному и тому же нейрону.

Рецептивное поле командного нейрона рассматриваемого типа характерно тем, что оно связано непосредственно через синапсы с периферическим командным нейроном,

расположенным в ганглии, на периферии. Область дыхательного отверстия представлена на периферии, тогда как другие участки тела имеют синаптическое представительство в центральной нервной системе. Кроме того, область дыхательного отверстия характеризуется резервированием: эта область представлена в командном нейроне дважды, она вызывает коротколатентные и длиннолатентные постсинаптические потенциалы, возникающие в синаптических окончаниях разных нервов.

6.1.3. Ассоциативное обучение

Еще одной особенностью командного нейрона является изменяемость эффективности входов в результате ассоциативного обучения. Так, например, комбинированное воздействие, состоящее из вкусового стимула (сок моркови) и электрокожного, ведет к выработке оборонительного рефлекса: сок, ранее не вызывавший разряда нейрона, теперь начинает его вызывать, включая, таким образом, оборонительную реакцию. Этот процесс ассоциативного обучения развивается внутри командного нейрона. Доказательством этого служит ассоциативное обучение идентифицированного командного нейрона. В этом случае условный раздражитель заменяется микропипеткой, через которую на сому изолированного нейрона с помощью ионофореза аппликируется биологически активное вещество — ацетилхолин. Вместо безусловного подкрепления используется вызывающее импульсный разряд внутриклеточное раздражение, которое производится через введенный в тело нейрона микроэлектрод. После многократных комбинаций ацетилхолина и вызванного внутриклеточным раздражением разряда нейрона эффективность ацетилхолина возрастает и он сам начинает вызывать импульсный разряд. Повышение эффективности действия ацетилхолина является специфическим в отношении места аппликации. Установленная на другом участке мембраны контрольная микропипетка остается слабо эффективной.

Выработанная в командном нейроне повышенная эффективность определенных участков мембраны со временем угасает, как и обычный условный рефлекс, если действие ацетилхолина не сопровождается многократно импульсным разрядом. Внутриклеточный механизм ассоциативного обучения означает, что в ходе обучения отдель-

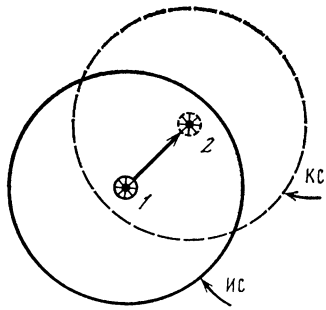


Рис. 6.1. Перенос сетчатки при саккаде

ИС — исходное положение границ сетчатки, КС — конечное положение границ сетчатки после саккады; *1* — точка фиксации — область фовеа, *2* — стимул-цель

ные детекторы усиливают свое действие в отношении нейрона, который возбуждался при подкреплении.

Исследование нейронных механизмов поведения показывает, что принцип управления движением посредством командных нейронов является универсальным. В ходе эволюции формируется сложная иерархия командных нейронов, образующих целые поля.

6.2. Управление движением глаз

6.2.1. Перенос взора при саккаде

Саккадические (скачкообразные) движения глаз принадлежат к широкому классу баллистических движений, которые не контролируются на участке выполнения движения. Обратная связь при выполнении этих движений вводится через внешнюю среду уже после завершения элемента движения. Можно сказать, что баллистические движения реализуются отдельными «квантами». Сходство с саккадическими движениями глаз обнаруживают саккадические движения головы, а также целенаправленные движения рук. Однако наиболее подробно изучена нейронная организация движений глаз, позволяющая сформулировать общие принципы управления баллистическими движениями. Саккадические движения глаз возникают в ответ на появление нового зрительного стимула и представляют собой скачкообразный перенос взора на цель (рис. 6.1).

Представлен случай, когда саккада совмещает цель *2* с областью фовеа. Появление стимула цели *2* на периферии сетчатки приводит к саккаде (1 --> 2), в результате которой сетчатка смещается относительно внешнего пространства

так, что изображение стимула-цели попадает в область фовеа. Если саакада не приводит к попаданию цели в область фовеа, генерируется корректирующая саккада, совмещающая цель с областью наилучшего видения в каждом из глаз. Если цель из области фовеа перемещается в другую точку сетчатки, саккада выполняет функцию отрицательной обратной связи, смещая проекцию цели на сетчатку так, что цель снова оказывается в области фовеа. При перемещении цели в пространстве серия саккад реализует слежение за целью [32].

6.2.2. Поле первичных командных нейронов саккад

В глубоких слоях переднего двухолмия находятся нейроны, разряды которых приводят к генерации саккады фиксированной амплитуды и направления. При электрическом раздражении через микроэлектрод определенной точки возникает лестница саккад постоянной амплитуды и направления. Для каждой точки имеет место своя амплитуда и свое направление, а именно такие, которые обеспечили бы фовеацию цели, если бы она попала на соответствующую область сетчатки.

Таким образом, глубокие слои переднего двухолмия образуют моторную карту саккад, образованную полем селективных по направлению и амплитуде командных нейронов. Доказательством того, что нейроны глубоких слоев переднего двухолмия действительно являются командными, являются следующие экспериментальные результаты. Регистрируя разные по амплитуде и направлению саккады, можно обнаружить, что данный командный нейрон разряжается спайками только перед саккадами определенной амплитуды и направления. Другими словами, каждый командный нейрон характеризуется своим узко специализированным моторным полем.

Все множество разнородных саккад реализуется полем командных нейронов, обладающих узкой специализацией в отношении вызываемой саккады.

Сигналы для запуска саккады поступают с нейронов верхних слоев переднего двухолмия, являющихся селективными детекторами локальных событий в отдельных точках сетчатки. Сетчатка проецируется на поверхность контралатерального переднего двухолмия так, что назальная часть сетчатки проецируется на ростральную часть переднего двухолмия, темпоральная — на каудаль-

ную, верхняя — на медиальную, нижняя — на латеральную. Таким образом, карта локальных событий на сетчатке трансформируется в карту локальных реакций на поверхности двухолмия, которая в свою очередь преобразуется в карту локальных команд. Это достигается тем, что локальный детектор событий на поверхности двухолмия связан со специфическим командным нейроном, генерирующим такую саккаду, которая совмещает цель с фовеа. Саккады разной длины и направления запускаются разными командными нейронами, расположенными в разных точках переднего двухолмия.

6.2.3. Вторичные командные нейроны саккад

Сигнал, выработанный первичным командным нейроном, поступает на вторичные командные нейроны, генерирующие сигналы горизонтальной и вертикальной составляющих движения. Эти нейроны находятся в ретикулярной формации мозга и при раздражении вызывают либо горизонтальное, либо вертикальное движение глаз определенной амплитуды. Сигнал вертикальной и горизонтальной составляющих поступает на мотонейроны, вызывая определенную комбинацию возбуждения мотонейронов глазодвигательного, отводящего и блокового нервов, управляющих шестью мышцами глаза. Таким образом, единичное возбуждение первичного командного нейрона превращается в вектор возбуждения вторичных командных нейронов, а каждое возбуждение вторичного командного нейрона — в вектор возбуждения мотонейронов. Образованный возбуждением мотонейронов вектор возбуждения создает определенную комбинацию возбуждения мышц, что и определяет окончательную специфику саккады.

Таким образом, световой стимул вызывает возбуждение локального детектора. Это возбуждение передается на первичный командный нейрон. Единичное возбуждение первичного командного нейрона трансформируется в вектор возбуждения вторичных командных нейронов горизонтальной и вертикальной составляющих, генерирующих вектор возбуждения мотонейронов. В результате сигнал порождает серию мышечных сокращений и соответствующую им саккаду. Мотонейроны обладают разными порогами и разной крутизной вольт-амперной характеристики. При этом чем выше порог мотонейрона, тем круче характеристика. С увеличением поступающего к мото-

нейронам сигнала растет число вовлеченных мотонейронов и частота импульсов в каждом из них. Соответственно происходит вовлечение мышц и степени их сокращения.

6.2.4. Фиксация взора

Удержание взора в достигнутом положении наблюдается при условии, что в результате саккады фовеа оказалась совмещенной с целью. Для удержания взора в новом положении необходимо выработать сигнал, пропорциональный смещению взора, и исключить случайные возбуждения. Удержание взора достигается специальными тоническими командными нейронами, которые получают информацию от детекторов положения линии взора относительно орбит. При серии равных по амплитуде саккад тоническая составляющая определяется отклонением линии взора от его центрального положения, достигнутым в конце серии.

«Запирание» взора в достигнутом положении осуществляется специальным стоп-механизмом, который реализуется универсальными нейронами генерации пауз, обладающими в отсутствие стимула фоновой активностью, тормозящей вторичные командные нейроны фазического компонента саккад. Активность этих нейронов затормаживается на время, необходимое для совершения фазического разряда, снимая запирающее торможение в звене вторичных фазических командных нейронов. Таким путем стоп-нейроны, исключая фазический компонент саккады, не затрагивают тонический ее компонент, и глаза фиксируют достигнутую цель (рис. 6.2).

Нейроны, реализующие горизонтальную и вертикальную составляющие тонического компонента саккады, находятся в ретикулярной формации моста.

6.3. Константность восприятия и управление движением

6.3.1. Детекторы положения линии взора

Для удержания глаз в заданном положении требуется информация о положении линии взора. Эта информация получается в специальном анализаторе положения линии взора. Первичные детекторы этого анализатора могут быть аналогами первичных детекторов интенсивности. В этом

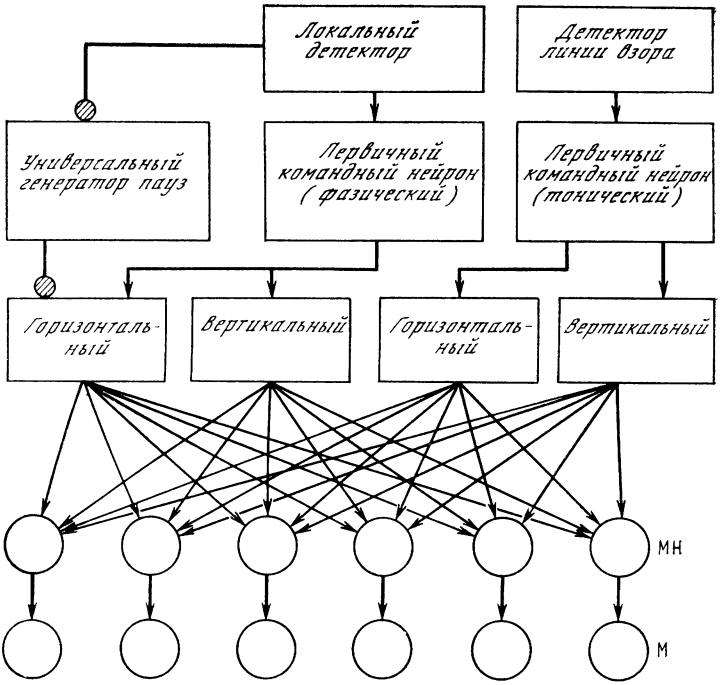


Рис. 6.2. Управление саккадой
МН — мотонейроны, М — мышцы

случае интенсивность проприоцептивных сигналов отражает отклонение линии взора относительно центрального положения. Вторичные детекторы положения линии взора селективно настроены на определенную комбинацию сигналов первичных детекторов. При повороте глаз напряжение одних мышц возрастает, других снижается. Сигналы первичных детекторов перекодируются в номер возбуждения вторичного детектора, отражая местоположение глаз в орбитах.

6.3.2. Инвариантный экран отображения внешнего пространства

В результате саккады световой стимул перемещается из одной точки сетчатки в другую ее точку. Однако наблюдатель при движении глаз воспринимает стимул константным по своему положению. Таким образом, одновремен-

ное перемещение линии взора и стимула по сетчатке в известном смысле взаимно компенсируется. О том, что такая компенсация действительно имеет место, говорят опыты со стабилизацией изображения относительно сетчатки. Простейшей формой такой стабилизации является последовательный образ. В этом случае место возбуждения на сетчатке все время остается постоянным. При осуществлении саккады последовательный образ в поле зрения наблюдателя совершает скачок, совпадающий по направлению с перемещением взора.

Константное восприятие объекта при осуществлении саккады в естественных условиях реализуется полем инвариантных детекторов. Инвариантные детекторы получают сигналы от локальных детекторов аконстантного экрана, совпадающего с проекцией на него сетчатки, по связям, коэффициенты которых меняются под влиянием сигналов, поступающих от детекторов направления взора. Каждый инвариантный детектор потенциально связан со всеми элементами аконстантного экрана. Однако из всех связей в каждый момент времени функционирует только одна, а именно та, которая управляется максимально возбужденным детектором положения линии взора.

Можно сказать, что с помощью детекторов положения линии взора происходит выбор того элемента инвариантного экрана, к которому следует подключать в данный момент определенный элемент аконстантного экрана. Таким образом, максимально возбужденный детектор положения взора создает вектор возбуждений, модифицирующий связи и подключающий элементы аконстантного экрана к детекторам инвариантного экрана. При смещении линии взора в условиях фиксированного относительно сетчатки изображения максимум возбуждения перемещается на другой детектор положения взора и оптический сигнал подключается к другому детектору инвариантного экрана. Это смещение цели по инвариантному экрану воспринимается как смещение цели. При движении глаз в естественных условиях изменение максимума возбуждения на детекторах положения взора сопровождается перемещением изображения по сетчатке. В результате новый элемент аконстант ого экрана оказывается подключенным к тому же самому детектору инвариантного экрана, что соответствует константному восприятию положения цели. Инвариантный экран шире аконстантного экрана: его ширина определяется максимальным отклонением линии взо-

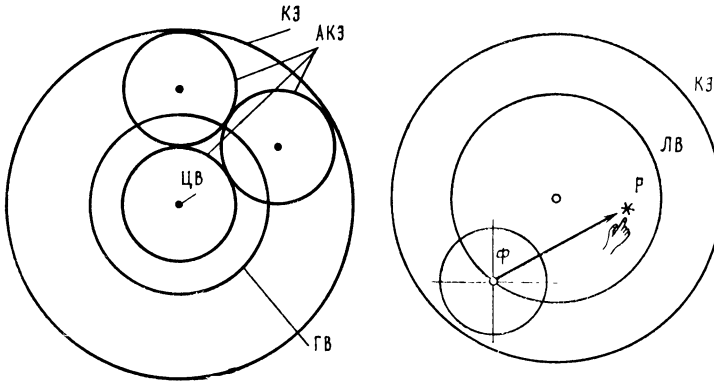


Рис. 6.3. Инвариантный экран

ЦВ — центральное положение линии взора, КЭ — граница константного экрана, АКЭ — аконстантный экран, ГВ — граница возможных положений линии взора (положение внешних объектов на константном экране не зависит от положения глаз, а на аконстантном — зависит)

Рис. 6.4. Саккада в отношении положения руки в пространстве, представленного на зрительном инвариантном экране

Ф — исходное положение фовеа, ЛВ — граница положений линии взора, КЭ — граница константного экрана, Р — положение руки (положение руки представлено на константном экране инвариантным детектором, который генерирует саккаду с учетом Ф)

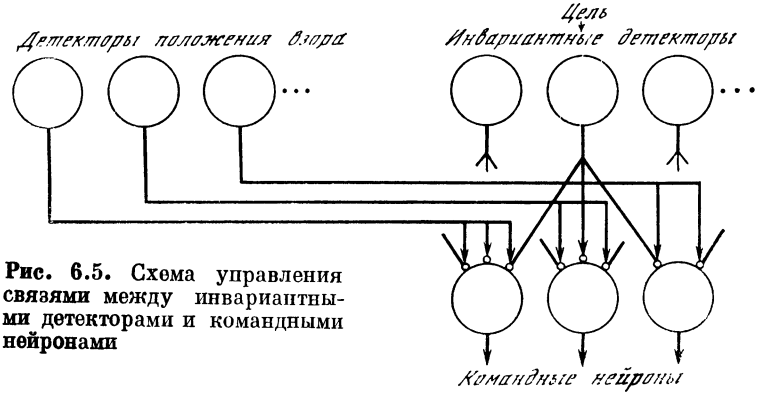


Рис. 6.5. Схема управления связями между инвариантными детекторами и командными нейронами

ра от центрального положения. Изображения, полученные при разных положениях линии взора при осмотре внешнего поля, накапливаются на инвариантном экране (рис. 6.3).

6.3.3. Управление движениями глаз с инвариантного экрана

К первичным командным нейронам движений глаз сигналы поступают не только от локальных детекторов аконстантного экрана, но и от детекторов инвариантного экрана.

Связи элементов инвариантного экрана с командными нейронами изменяются в зависимости от исходного положения взора. Это изменение связей определяется сигналами, поступающими от детекторов положения линии взора. Один и тот же инвариантный детектор в зависимости от положения линии взора подключается к разным командным нейронам так, что возбуждение этого командного нейрона совмещает фовеа с целью. В результате саккады на выбранную цель инвариантный детектор, в котором представлена цель, совмещается с фовеа (рис. 6.4).

Выбрать цель — это значит выбрать на инвариантном экране место, где цель представлена, и в зависимости от положения линии взора подключить в данный момент соответствующий командный нейрон. Если в результате последующей саккады цель не будет совмещена с фовеа, то корректирующая саккада не обязательна. На следующем шаге в качестве цели может быть выбран любой другой элемент инвариантного экрана. Перемещение взора в соответствии с выбором целей на инвариантном экране образует процесс осмотра сцены (рис. 6.5). Таким образом, произвольный осмотр сцены принципиально отличен от генерации саккады на новый стимул.

Основной проблемой при генерации саккад, обеспечивающих эффективный осмотр сцены, является выбор информативных точек на инвариантном экране; и то, какая именно точка будет в данный момент информативной, зависит от задачи, исходного состава гипотез и информации, полученной на предыдущем шаге осмотра сцены.

6.3.4. Обучение в системе саккадических движений глаз

В самом общем виде обучение состоит в подключении детекторов к командным нейронам. Так, например, если звуковой сигнал комбинируется с фиксированной саккадой, то в результате образования связи детектора данного звукового сигнала с соответствующим командным нейро-

ном звуковой сигнал будет вызывать фиксированную саккаду. Это обучение, однако, не будет учитывать текущего занимаемого глазами положения. Обучение без учета инвариантного экрана поэтому весьма несовершенно. Если звуковой сигнал ассоциируется с появлением цели в определенном участке пространства, то условный рефлекс направляет глаза на данную цель независимо от того, какое положение при этом глаза занимали. Таким образом, звуковой сигнал ассоциируется с элементом инвариантного экрана. Тогда звуковой сигнал, возбуждая конкретный элемент инвариантного экрана, включает тот командный нейрон, который при достигнутом положении линии взора выводит глаза на необходимый участок объективного пространства. Обучение с участием инвариантного экрана обеспечивает адекватность действия в окружающей среде независимо от достигнутого в данный момент положения взора. Другими словами, обучение с использованием инвариантного экрана означает введение указания цели относительно объективного внешнего пространства. Число таких сигналов может быть весьма большим, и за каждым из сигналов может быть закреплено свое положение цели. В частном случае это могут быть словесные раздражители.

Словесный раздражитель в виде указания некоторого признака цели, связанного с местом ее нахождения, создает активацию инвариантного детектора расположения цели, который потенциально связан со всеми командными нейронами. Выбор одной конкретной связи детектора с командным нейроном определяется воздействием максимально возбужденного детектора положения взора. В результате инвариантный детектор включает тот командный нейрон, который переносит линию взора на указанную цель.

6.3.5. Управление баллистическим движением руки

На основе развитых в отношении саккадических движений глаз представлений можно определить управление движением руки. «Рука» при этом понимается как рука человека или как рабочий орган, управляемый нейронными структурами.

Важнейшим элементом управления является поле перекрывающих все внешнее пространство командных нейронов. Сигнал во внешнем пространстве перекодируется в

номер возбужденного командного нейрона, и рука переносится в данную точку пространства. Однако это возможно только в случае фиксированного положения руки. Для достижения заданной точки при самых разных исходных положениях руки необходимо использовать инвариантный в отношении положения руки экран. В этом случае сигналы о положении, занимаемом рукой, вводятся вместо информации о положении линии взора. Элементы инвариантного экрана подключаются к командным нейронам в соответствии с сигналами о положении руки. Сигнал, поступающий от цели, вызывает возбуждение командного нейрона, который совмещает руку с целью независимо от предыдущего положения руки. Общий принцип организации управления при помощи поля перекрывающих рабочую область пространства командных нейронов с использованием инвариантного экрана позволяет формировать управляющие команды, адресуясь непосредственно к точкам внешнего пространства. При этом автоматически производится учет достигнутых положений руки.

6.3.6. Координация движений глаза и руки

Баллистические движения руки и глаз могут быть реализованы двумя управляемыми с одного инвариантного экрана наборами командных нейронов. Такой инвариантный экран можно назвать суперконстантным: в нем представлен константный внешний мир независимо от положения глаз и руки. Перенос руки в направлении к цели аналогично произвольной саккаде можно представить как подключение инвариантного детектора к командному нейрону данного движения руки с учетом занимаемого рукой положения. Положение руки кодируется детекторами положения руки в пространстве аналогично кодированию положения линии взора. Таким образом, информация о цели в терминах указания на инвариантный детектор положения руки и детектор положения цели приводит к возбуждению командного нейрона, создающего необходимое для переноса руки на цель возбуждение.

Координация движений руки и глаза приводит к выделению цели на инвариантном экране с помощью зрения. После переноса взора на цель движение руки совершается до совпадения руки с положением цели. Такое движение руки происходит независимо от положения, занимаемого ею до начала движения.

Таким образом, в данном случае как бы накладываются два инвариантных пространства: зрительное пространство и пространство, инвариантное относительно положений руки. Положение цели на зрительном экране и положение руки на втором экране не зависят от положения глаз. Где бы ни находилась рука, она совместится с целью, коль скоро место цели указано во внешнем пространстве. Таким образом, движения руки всегда координированы с положением цели.

6.4. Робот-манипулятор, построенный из нейроподобных элементов

6.4.1. Управление движением рабочего органа с инвариантного экрана

Схема управления саккадическими движениями глаз при управлении баллистическими движениями является универсальной. Баллистические движения руки управляются системой командных нейронов так, что перенос руки в заданную область пространства определяется возбуждением определенных командных нейронов. Это управление сходно управлению движениями глаз с инвариантного экрана, когда запуск того или иного командного нейрона определялся достигнутым положением глаз. Для того чтобы запуск движений руки к цели сделать зависимым от положения рабочего органа, нужно ввести систему детекторов положения руки — рабочих органов. Это можно сделать как при помощи аналогов кожно-проприоцептивных детекторов, так и при помощи зрительной системы.

Пусть цель выбрана на инвариантном экране. На этом же экране определяется положение руки. Возбуждается тот командный нейрон, который генерирует движение, приводящее руку к цели. Выбор командного нейрона достигается за счет управления связями между инвариантными детекторами и командными нейронами, которое осуществляется детекторами положения руки и глаз. В целях упрощения допустим, что зрительная система робота-манипулятора неподвижна. На ней отображаются цель и положение рабочего органа. Для перевода рабочего органа к цели при любом взаимном расположении цели и органа строится специальная нейронная сеть. Такая сеть представляет собой инвариантный экран, на котором цель и рабочий орган представлены так, что сигнал

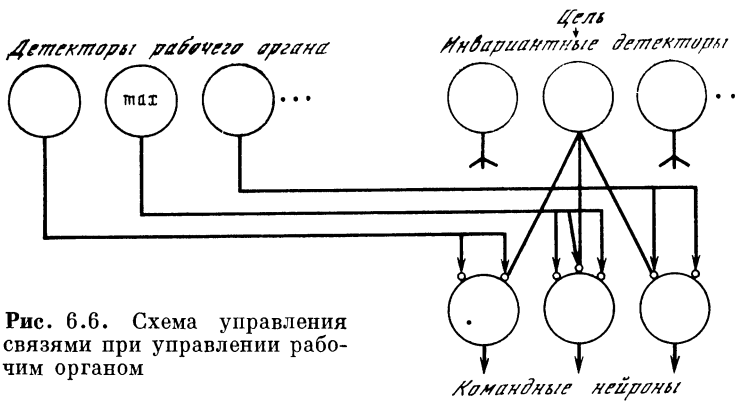


Рис. 6.6. Схема управления связями при управлении рабочим органом

от цели и рабочего органа поступает по разным каналам. Сигнал от цели активирует пучок связей данного инвариантного детектора со всеми командными нейронами. Данное положение рабочего органа активирует в этом пучке только одну связь. Возбуждение командного нейрона приводит к запуску механизмов, переводящих рабочий орган на цель... Если цель при этом не достигается, то возбуждается другой командный нейрон с учетом нового положения рабочего органа. Процесс прекращается при совпадении положений рабочего органа и цели (рис. 6.6).

6.4.2. Схема робота-манипулятора с системой обзора

В случае если орган зрения робота подвижен, то значение инвариантного экрана еще более возрастает. На таком экране представляются положения цели и рабочего органа при самых разных положениях органа зрения. Для построения инвариантного экрана используется информация о положении органа зрения в форме селективного возбуждения детекторов положения.

Управление рабочим органом с инвариантного экрана не зависит от положения органа зрения. Включение командных нейронов производится с учетом положения рабочего органа, имевшего место на предыдущем шаге. Работа манипулятора квантована в смысле генерации отдельных дискретных баллистических движений, которые не контролируются в ходе их выполнения. Уточнение движений достигается корректирующими баллистическими движениями.

Сложная траектория движения представляется отрезками и задается указанием номеров детекторов инвариантного экрана. Выбор управляющих сигналов от командных нейронов производится автоматически с учетом на каждом шаге достигнутого положения рабочего органа.

———«»———

Глава 7

НЕЙРОБИОНИЧЕСКИЕ ИСКУССТВЕННЫЕ ИНФОРМАЦИОННЫЕ СИСТЕМЫ

Под нейробионическими информационными системами понимаются искусственные системы, основанные на принципах преобразования информации, свойственных живым организмам. Такие системы должны сохранять также и высокую надежность функционирования, присущую нервной системе, несмотря на то что для их построения могут использоваться сравнительно ненадежные и нестабильные элементы. В настоящем разделе приводятся примеры нейробионических устройств, которые удовлетворяют таким требованиям, т. е., будучи построены из сравнительно неточных и нестабильных элементов, отличаются большой точностью и стабильностью работы. Рассматриваемые устройства основаны на результатах моделирования сенсорных и управляющих систем мозга.

На основании модели преобразования информации об интенсивности и частоте в слуховой системе разработаны рекомендации для построения технических систем, производящих быстрое выделение спектральных максимумов — нейробионических спектральных анализаторов. Необходимым блоком таких анализаторов является наличие сети из нейроподобных элементов, производящих дополнительную обработку выходных сигналов первичных измерителей спектральных компонентов анализируемого колебательного процесса. На основании модели бинаурального слуха разработаны рекомендации по построению точной системы измерения из нестабильных дискретных измерителей. Эффект достигается дополнительной обработкой выходных сигналов измерителей в нейронной сети. Рассмотрены принципы организации вычислительных нейро-

подобных сетей для выполнения математических операций и решения систем линейных уравнений. Такие сети — как основа для построения вычислительных блоков «мозгоподобных ЭВМ», т. е. таких ЭВМ, которые по своей структурно-функциональной организации наиболее приближены к мозгу. Основной принцип построения нейробионических систем — принцип позиционного кодирования сигналов и реакций управляющих систем номерами возбужденных каналов в структурах из нейроподобных элементов. В отличие от формальных нейронов перцептрона выходной сигнал рассматриваемых элементов в большинстве случаев градуален. Системы являются многоуровневыми. Сигналы в них отображаются на экранных структурах, представляющих собой множества селективных детекторов признаков, свойств, понятий. Элементы в пределах одного уровня имеют одинаковые характеристики, элементы разных уровней — различные.

Системы допускают физическую реализацию по модульному принципу в виде многослойных структур из модулей двух типов: модуля элементов, содержащего множество нейроподобных элементов, и модуля связей, задающего связи между элементами одного и того же или разных уровней. Связи могут быть жесткими или перестраиваться по определенному закону в зависимости от сигналов, поступающих на сеть. Выполнение операций в сети осуществляется за счет установления между модулями элементов модулей связей с определенным законом изменения коэффициентов.

В заключение приводится пример технического приложения бионических методов для виброметрии — вибродиагностики состояния механизмов часов.

7.1. Нейробионический спектральный анализатор

Отличительной чертой слухового анализатора человека и животных является его приспособленность к анализу нестационарных, быстро меняющихся во времени сигналов. Первый уровень обработки сигналов в слуховом анализаторе человека представляется в виде множества параллельно работающих полосовых фильтров (ПФ), резонансные частоты которых равномерно заполняют частотный диапазон 20 — 20 000 Гц. Добротность каждого ПФ существенно ниже добротности, обеспечиваемой работой системы в целом. Благодаря низкой добротности ПФ бы-

стрее заканчиваются процессы установления, уменьшается время анализа спектра сигналов. Повышение же разрешающей способности по частоте обеспечивается посредством практически безинерционной (по сравнению с инерционностью ПФ) обработкой сигналов фильтров на втором уровне анализатора — нейронной [1] структуре с латеральными (боковыми) связями (см. рис. 7.1). Перечисленные особенности устройства анализатора звуковых сигналов живых систем могут быть положены в основу разработки технических спектральных анализаторов нестационарных сигналов.

Проведенные расчеты позволяют сформулировать следующие правила конструирования технических анализаторов с повышенной разрешающей способностью и быстродействием [46].

1. Ширина полосы (т. е. добротность) ПФ анализатора определяется требованиями к быстродействию.

2. Точность определения частоты задается величиной разницы резонансных частот каждых двух соседних ПФ. Таким образом, первый блок анализатора должен представлять собой набор низкодобротных ПФ с сильно перекрывающимися частотными характеристиками.

3. Фильтры низких частот (ФНЧ), осуществляющие фильтрацию пульсаций в продетектированных сигналах, снимаемых с выхода ПФ, должны быть выбраны такими, чтобы обеспечить высокую степень фильтрации пульсаций при минимальной длительности импульсной переходной характеристики. В качестве ФНЧ могут быть использованы многозвенные RC-фильтры или различные схемы активных фильтров (рис. 7.2).

Выходной сигнал каждого ПФ поступает на два ФНЧ, один из которых служит для выпрямления и сглаживания отрицательных, а другой — для выпрямления и сглаживания положительных полуволн. Благодаря внутренней отрицательной обратной связи выбранная схема ФНЧ обеспечивает коэффициент сглаживания пульсаций 2% при длительности заднего фронта ответа на единичный импульс (по уровню 0,1), равной 6,4 мс.

4. Снимаемые с выходов ФНЧ сигналы должны обрабатываться «обостряющей» структурой, состоящей из одного или нескольких слоев из нейроподобных элементов (сумматоров) с латеральными связями. Количество слоев

[1] Техническим аналогом нейрона может служить операционный усилитель, работающий как сумматор аналоговых сигналов.

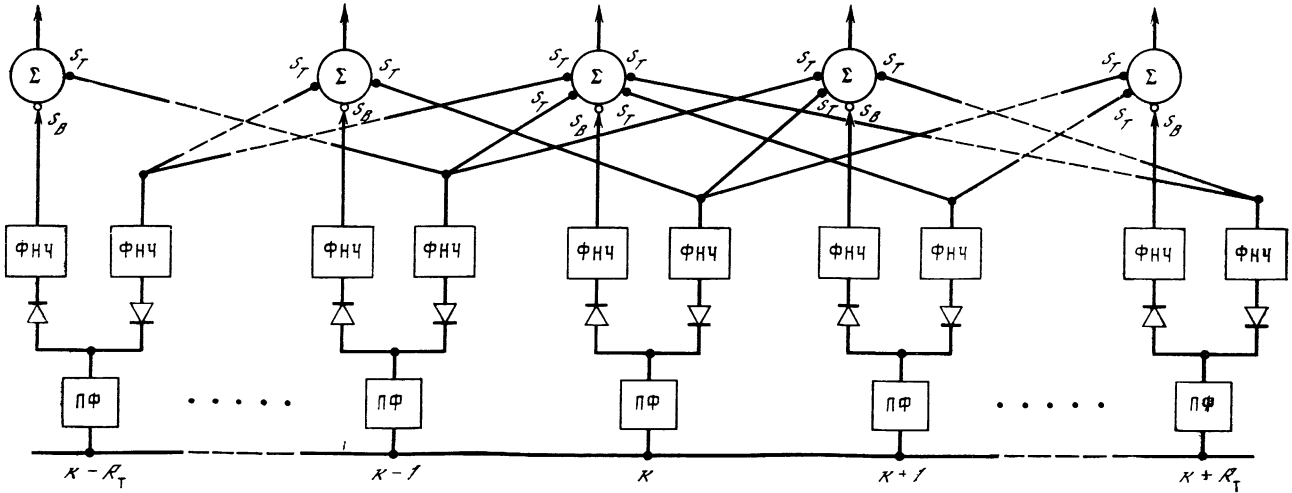


Рис. 7.1. Схема параллельного анализатора с обострением

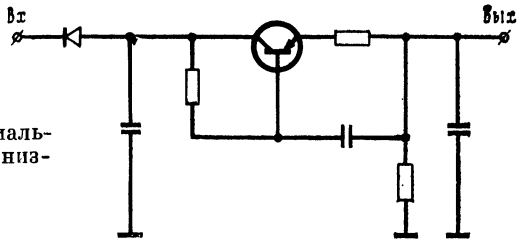


Рис. 7.2. Принципиальная схема фильтра низких частот

сумматоров в обостряющей структуре пропорционально требуемым разрешающей способности, коэффициенту усиления и стабильности анализатора.

Для 70-канального спектрального анализатора параллельного действия на ЭВМ ГВС-100 реализована модель анализатора, содержащая блок дополнительной обработки (БДО) из одного слоя нейроподобных элементов — сумматоров с латеральными связями (рис. 7.1).

Связи между элементами однослойного БДО заданы матрицей

$$\| s_{ij} \| = \begin{Vmatrix} s_{11} & s_{12} & \dots & s_{170} \\ s_{21} & s_{22} & \dots & s_{270} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ s_{701} & s_{702} & \dots & s_{7070} \end{Vmatrix},$$

где числа s_{ij} характеризуют величину коэффициента передачи напряжения с выхода ФНЧ частотного канала номер i к элементу — сумматору БДО с номером j.

Из работ [22, 46] и расчетов, выполненных применительно к конкретному анализатору, следует, что матрица $\| s_{ij} \|$, определяющая оптимальную структуру БДО, может быть трехдиагональной вида

$$\| s_{ij} \| = \begin{Vmatrix} s_в & s_т & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ s_т & s_в & s_т & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_т & s_в & s_т & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & s_т & s_в & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & s_т & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & s_в & s_т \\ 0 & 0 & 0 & \dots & \dots & s_т & s_в \end{Vmatrix},$$

где $s_в$ — коэффициент возбуждения (положительный), $s_т$ — коэффициент торможения (отрицательный).

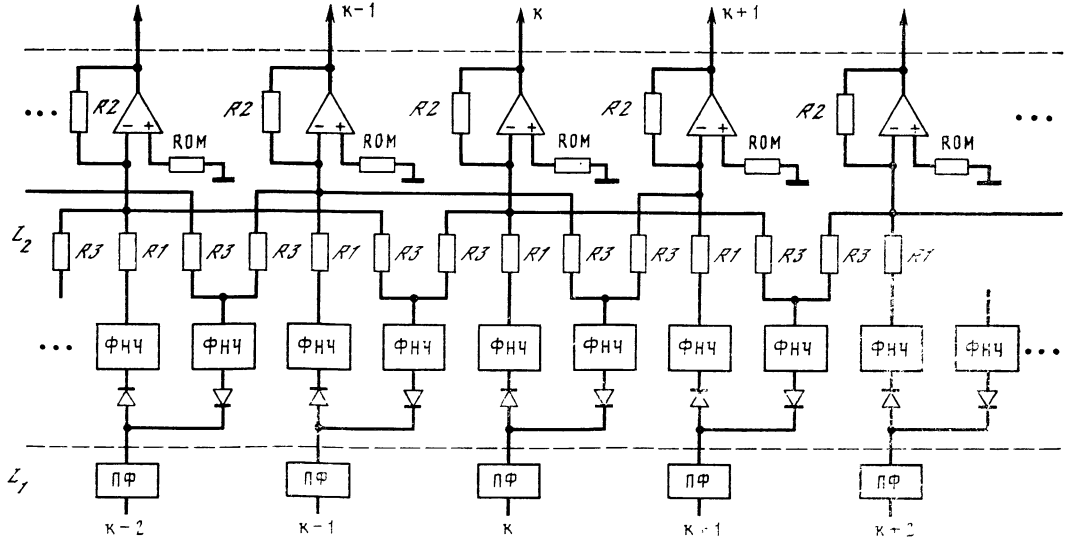


Рис. 7.3. Принципиальная схема блока дополнительной обработки L_2 сигналов, поступающих от набора полосовых фильтров L_1

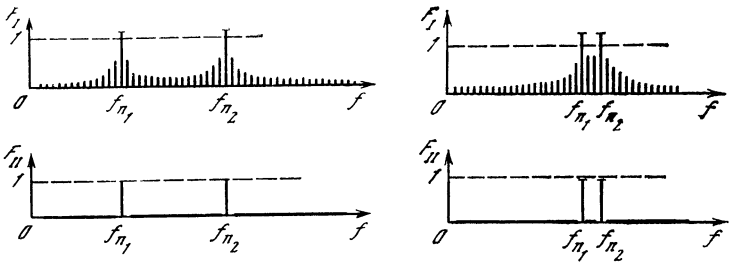


Рис. 7.4. Отклики фильтров анализатора до и после дополнительной обработки. На вход анализатора поступают два синусоидальных сигнала с частотами f_{n1} и f_{n2} (обозначения те же, что на рис. 7,5—7,8) $s_в = 1$, $s_т = -0{,}46$. $A_1 = A_2 = 1$, $n_1 = 34$, $n_2 = 50$; $\Delta A/A_ф = 9{,}5\%$; $\Delta A/A = 2\%$

Рис. 7.5. Отклики фильтров до (F_I) и после (F_{II}) дополнительной обработки (обозначения те же, что на рис. 7.4)

$s_в = 1$, $s_т = -0{,}46$, $A_1 = A_2 = 1$, $n_1 = 47$, $n_2 = 50$, $\Delta A/A_ф = 35$, $\Delta A/A = 5\%$

Таким образом, оптимальная структура БДО, реализованная на сумматорах, имеет вид, показанный на рис. 7.3. БДО представляется в виде набора из 70 однотипных вычитателей-сумматоров, имеющих нелинейный элемент (диод) в цепи обратной связи операционного усилителя. Каждый такой блок выполняет операцию

$$V_{вых} = \begin{cases} 0 & \text{при } s_в V_3 + s_т (V_1 + V_2) < 0, \\ s_в V_3 + s_т (V_1 + V_2) & \text{при } s_в V_3 + s_т (V_1 + V_2) \geqslant 0, \end{cases}$$

где

$$s_в = \frac{R_4}{R_1}\left(\frac{R_1 + 2R_2}{R_3 + R_4}\right), \quad s_т = -R_2/R_1.$$

В качестве операционных усилителей $ОУ_1$, $ОУ_2$, ... $ОУ_{70}$ могут быть использованы любые типовые операционные усилители, например К1УТ402А, К1УТ401Б. Сопротивления $R_1 - R_4$ выбираются из условий $|s_в| = 1$, $|s_т| = 0{,}46$. Например, $R_1 = 39$, $R_2 = R_3 = R_4 = 18$ кОм; $R_{ом} = 1/(1/R_1 + 2/R_3)$; $R_1 = E_{ном}/IR_1$, $E_{ном} = 0{,}1 \min V_{вх}$. На рис. 7.4 — 7.8 показаны отклики фильтров анализатора (F_I) и каналов БДО анализатора (F_{II}) при разных параметрах связей. Под рисунками указаны: параметры связей $s_в$, $s_т$; номера каналов n_1, n_2, резонансная частота которых идентична частоте подаваемых синусоидальных сигналов f_{n1} и f_{n2}, амплитуды (A_1, A_2) сигналов. На вход анализатора поступают два сину-

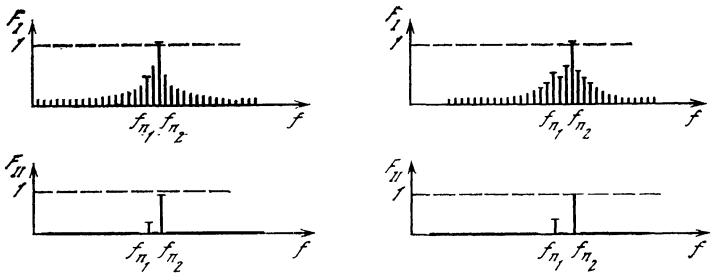
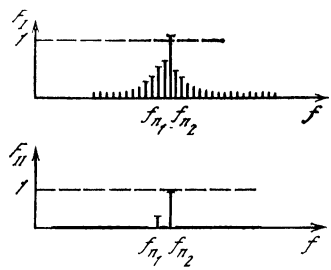


Рис. 7.6. Отклики фильтров до (F_{I}) и после (F_{II}) дополнительной обработки (обозначения те же, что на рис. 7.4)
$s_{\text{в}} = 1$, $s_{\text{т}} = 0{,}46$, $A_1 = 0{,}15$, $A_2 = 1$, $n_1 = 48$, $n_2 = 50$, $\Delta A_1/A_{1\text{ф}} = 73$, $\Delta A_2/A_{2\text{ф}} = 2$, $\Delta A_1/A_1 = 2$, $\Delta A_2/A_2 = 2$

Рис. 7.7. Отклики фильтров до (F_{I}) и после (F_{II}) дополнительной обработки (обозначения, как на рис. 7.4)
$\rho_{\text{в}} = 1$, $s_{\text{т}} = -0{,}46$, $A_1 = 0{,}3$, $A_2 = 1$, $n_1 = 47$, $n_2 = 50$, $\Delta A_1/A_{1\text{ф}} = 59$, $\Delta A_2/A_{2\text{ф}} = 4{,}8$, $\Delta A_1/A_1 = 2$, $\Delta A_2/A_2 = 2\%$

Рис. 7.8. Отклики фильтров до (F_{I}) и после (F_{II}) дополнительной обработки (обозначения те же, что на рис. 7.4)
$s_{\text{в}} = 1$, $s_{\text{т}} = -0{,}46$, $A_1 = 0{,}3$, $A_2 = 1$, $n_1 = 48$, $n_2 = 50$, $\Delta A_1/A_{1\text{ф}} = 90$, $\Delta A_2/A_{2\text{ф}} = 5$, $\Delta A_1/A_1 = 40$, $\Delta A_2/A_2 = 7\%$



соидальных сигнала с частотами f_{n1} и f_{n2}. $\Delta A/A_{\Phi}$ и $\Delta A/A$ — соответственно относительные погрешности измерения амплитуд на выходе фильтров и выходе блока дополнительной обработки (F_{I} и F_{II}).

Аппроксимация может быть реализована на следующей структуре из нейроподобных элементов. Между каждыми двумя соседними частотными каналами на выходе БДО f_i и f_{i+1} вводятся наборы из N элементов-сумматоров. Связи между каждым j-м элементом набора и каналом f_i меняются по закону $s_{ij} = f_i - \alpha j$, где α — коэффициент, выбирающийся из условия $\max(A_i f_i + A_{i+1} f_{i+1}) < N\alpha$, $\min(A_i f_i + A_{i+1} f_{i+1}) > \alpha$. Каждый j-й элемент набора связан только с двумя соседними каналами [2]. Координата

[2] Нейронными структурами, производящими такую аппроксимацию, могут оказаться нервные клетки вентральных отделов кохлеарных ядер, располагающиеся между соседними волокнами нейронов спирального ганглия.

j^* края возбужденной области в наборе таких элементов определяется из условия $j^* = (f_i A_i + f_{i+1} A_{i+1})/\alpha\,(A_i + A_{i+1})$. Каждая координата j^* характеризует уточненное значение конкретного спектрального компонента сигнала: $f_i < \alpha j^* < f_{i+1}$.

Если с каждым j-м элементом связаны и другие выходы БДО анализатора, то j^* определится из формулы

$$j^* = \sum_{k=1}^{70} s_{ki} f_k A_k \Big/ \sum_{k=1}^{70} s_{ki} \alpha_k A_k,$$

где s_{ki} — коэффициент, характеризующий убывание веса связи с удалением частотного канала k от конкретной группы элементов, расположенной вблизи канала i.

7.2. Нейробионический принцип повышения точности измерения набором неточных и нестабильных детекторов

В разделе описаны структуры из нейроподобных элементов, при помощи которых оказывается возможным производить измерение меньших, чем зона нестабильности, используемых элементов совпадения, интервалов времени. Проведена оценка разрешающей способности структуры при различных параметрах связей, задаваемых в зависимости от конкретных параметров одного элемента совпадения. Представления об организации связей между элементами структуры основаны на результатах психофизиологических и электрофизиологических данных о работе бинауральных отделов слуховой системы при определении направления на источник коротких звуковых сигналов. В ряде экспериментов показано, что зона нечувствительности элементов совпадения (аналогов нервных клеток медиальных оливарных ядер слуховой системы) равна 300—500 мкс, зона нестабильности ответа имеет такой же порядок. Весь диапазон измеряемых временных интервалов имеет величину 500 мкс для человека и 200 мкс для кошки. Разрешающая же способность по измерению временных интервалов слуховой системы кошки и человека равна 10 мкс, т. е нейронные структуры бинауральных отделов организованы таким образом, что наличие большой зоны нечувствительности не препятствует точному определению временных интервалов [1].

7.2.1 Организация связей в нейронной сети, производящей измерение временных интервалов

Рассмотрим слой нейронов — элементов совпадения, на входы которых сигналы — короткие импульсы стандартной амплитуды — поступают через линии задержки в соответствии со схемой, изображенной на рис. 7.9. Каждый нейрон имеет характеристику типа изображенной на рис. 7.10. Выберем величины зедержек τ_i таким образом, чтобы точка перегиба характеристики каждого нейрона была сдвинута относительно соседнего нейрона на величину $\delta\tau$, удовлетворяющую условию $\delta\tau \ll T$ (T — зона нечувствительности). Характеристики нейронов будут перекрываться тогда на измеряемом интервале времени ΔT так, как показано на рис. 7.11. На рис. 7.12 для сравнения изображены характеристики элементов совпадения, удовлетворяющие условию $\sigma\tau \gg T$.

Местоположение нейрона будем характеризовать его координатой на оси x, направленной вдоль слоя нейронов. Расположим нейроны таким образом, чтобы нейрон в точке x имел величину задержки, определяемую по формуле $\tau = T/2 + (\delta\tau/\Delta x)\, x$, где Δx— расстояние между двумя соседними нейронами. У нейрона, расположенного в точке $x = 0$, задержка равна $\tau = T/2$, при $x > 0$ величина задержки возрастает, при $x < 0$ убывает. В точке $x = -(\Delta x/\delta\tau)(T/2)$ величина задержки равна нулю, при $x < -(\Delta x/\delta\tau)(T/2)$ она должна стать отрицательной, т. е. линия задержки подключается к нейрону не слева, а справа (рис. 7.9). При такой организации структуры слоя каждому конкретному сдвигу по времени между левым и правым входными импульсами (Δt^*) соответствует выходной фронт возбуждения элементов описанной структуры $F_1(x)$, представляющий собой набор нулей и единиц: ответы нейронов, расположенных левее точки $x^* = \alpha\Delta t^*$, являются преимущественно единицами, среди ответов нейронов, расположенных правее точки $x^* = \alpha\Delta t^*$, количество нулей будет возрастать по мере удаления вправо (здесь $\alpha = \Delta x/\delta\tau$). С помощью семейства характеристик рис. 7.11 легко получить кривые $P_1(x, \Delta t)$ изменения вероятности ответа «1» вдоль оси x первого слоя для каждого конкретного Δt. На рис. 7.13 показан пример изменения вероятности вдоль оси x при величине измеряемого интервала $\Delta t = \Delta t^*$. При изменении величины Δt точка переги-

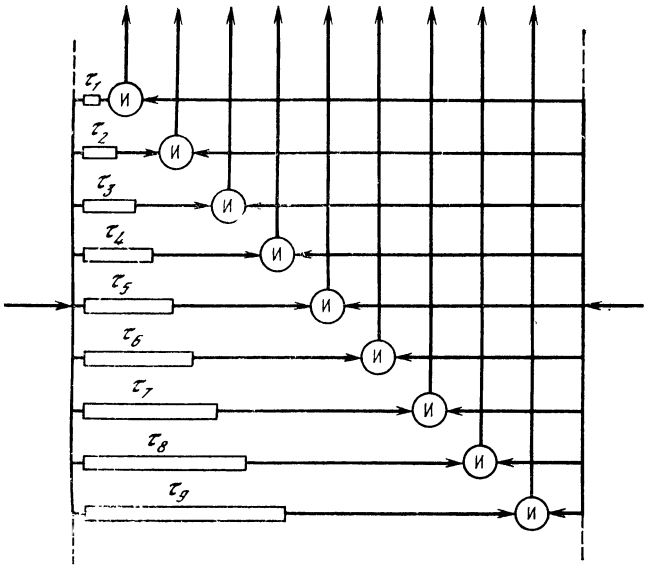


Рис. 7.9. Схема организации первого уровня L_1

И — элементы совпадения, τ — линии задержек (ось x уровня L_1 направлена в сторону возрастания величин линий задержек)

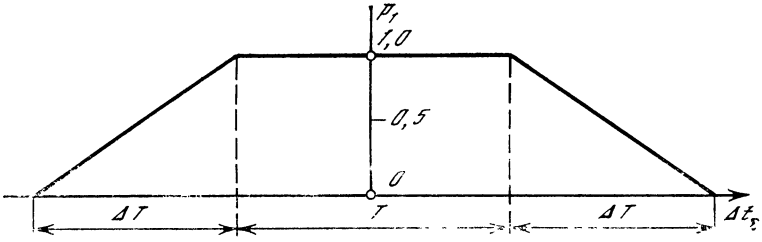


Рис. 7.10. Характеристика элемента совпадения уровня L_1

p_1 — вероятность ответа, ΔT — интервал нестабильности — рабочая зона элемента, T — зона нечувствительности, Δt_Σ — интервал между моментами прихода правого и левого импульсов

ба кривой $P_1(x, \Delta t)$ будет перемещаться вдоль оси x, так что задача измерения интервала Δt сводится к задаче нахождения координаты точки перегиба кривой $P_1(x, \Delta t)$ на оси x. Эта задача решается с помощью нейронной структуры с латеральными связями, если подать на нее аналоговый фронт возбуждения, координата края которого сов-

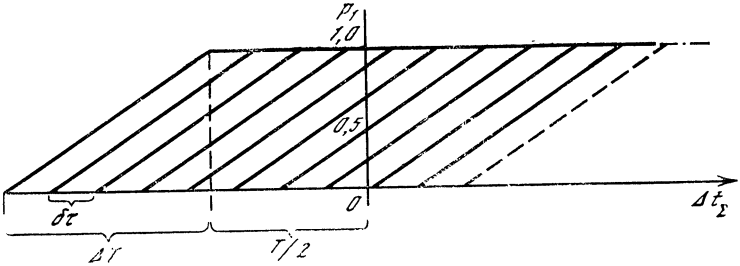


Рис. 7.11. Характеристики соседних элементов уровня L_1 в случае неточных элементов совпадения ($\Delta T \gg \delta\tau$) (обозначения те же, что на рис. 7.10)

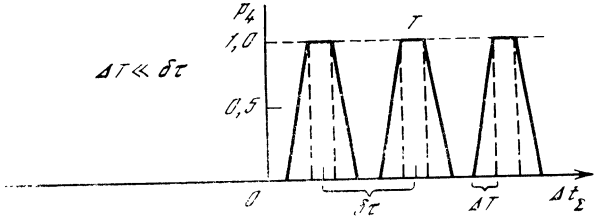


Рис. 7.12. Характеристики ответов соседних элементов уровня L_1 в случае точных элементов совпадения

ΔT — интервал нестабильности ответа элемента, $\delta\tau$ — разность между соседними по оси x линиями задержек

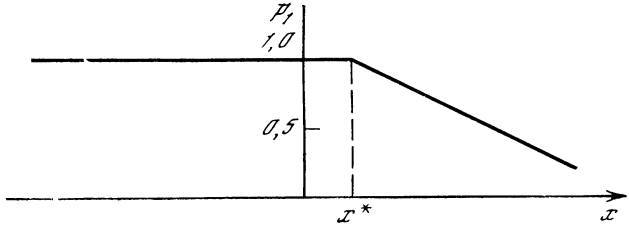


Рис. 7.13. Распределение вероятностей ответов элементов P_1 совпадения уровня L_1 вдоль оси x при конкретном $\Delta t = x^*$

падает с точкой перегиба кривой $P_1(x, \Delta t)$. Такой фронт возбуждения может быть образован из дискретного фронта возбуждения первого слоя модели $F_1(x)$ аналоговым суммированием ответов групп нейронов.

При описанных выше свойствах элементов первого слоя в результате аналогового суммирования ответов группы из нейронов получим случайную величину, математическое

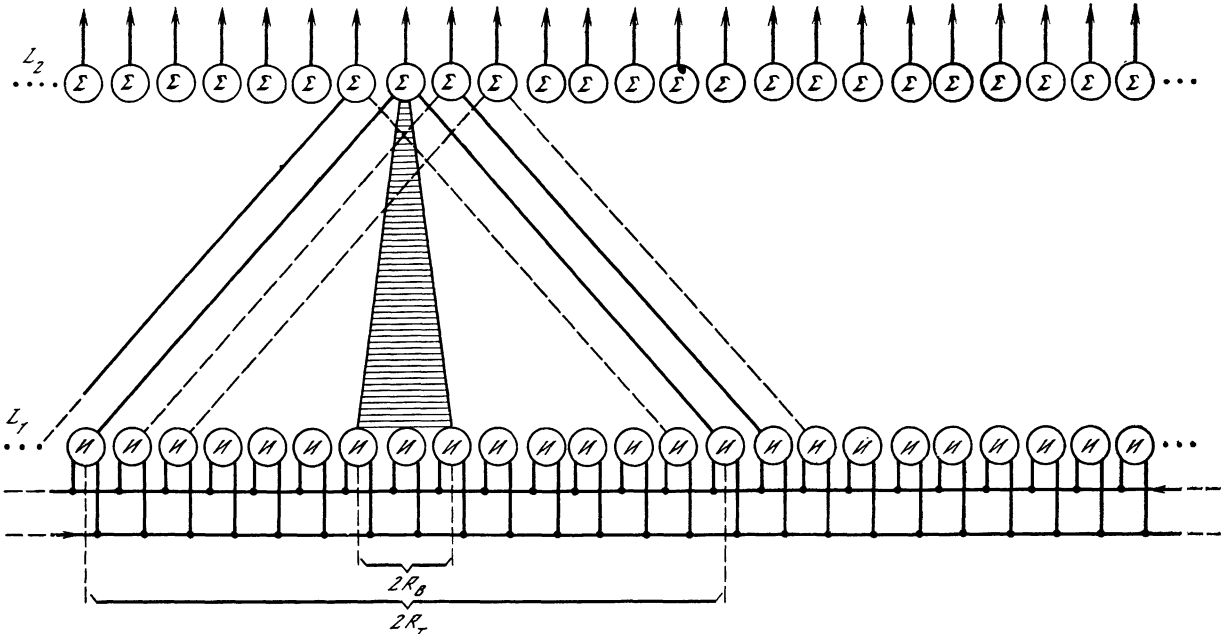


Рис. 7.14. Схема организации связей между уровнями L_1 и L_2
$R_т$ и $R_в$ — радиусы тормозных и возбуждающих связей

ожидание и дисперсия которой зависят от распределения количества ответов «1» в группе. Так как нейроны первого слоя являются статистически независимыми, распределение количества ответов «1» в группе из n нейронов будет отличаться от биномиального только тем, что вероятности ответов «1» и ответов «0» не постоянны, а меняются от нейрона к нейрону по определенному закону. Можно показать, что в этом случае для математического ожидания m_n и дисперсии σ_n количества ответов в группе из n нейронов примут вид

$$m_n = \sum P_1(x_i),$$
$$\sigma_n = \sum_1^n P_1(x_i)[1 - P_1(x_i)]. \tag{1}$$

Поясним структуру связей между первым и вторым слоями модели (см. рис. 7.13). Нейроны второго слоя (L_2 на рис. 7.14) имеют два типа входов — тормозные и возбуждающие, на которых образуются соответственно два вида входных воздействий: тормозной фронт $I(x)$, представляющий собой взвешенную сумму ответов элементов первого слоя, расположенных в зоне $[x - R_т, x + R_т]$, и возбуждающий потенциал $E(x)$, образуемый при суммировании ответов в зоне $[x - R_в, x + R_в]$. Суммирование выходных сигналов нейронов первого слоя (L_1 на рис. 7.13) производится с весовыми коэффициентами, которые зададим с помощью возбуждающей и тормозной функции связи $s_в(x, \theta)$ и $S_т(x, \theta)$, зависящих от координаты x нейрона слоя L_2 — аналогового сумматора и координаты θ нейрона слоя L_1. Сигнал на выходе аналогового сумматора возникает при условии, что разность образованных на аналоговых сумматорах возбуждающего $E_2(x)$ и тормозного $I_2(x)$ фронтов превосходит порог $h_2(x)$:

$$E_2(x) - I_2(x) = U_2(x) > h_2(x). \tag{2}$$

Очевидно, что положение на оси x возбужденной области нейронов слоя L_2 определяет величину измеряемого интервала Δt, а ширина возбужденной области — разрешающую способность модели. Следовательно, параметры модели должны выбираться таким образом, чтобы возбужденная область на слое L_2 была как можно более узкой.

7.2.2. Аналитический расчет разрешающей способности модели

Для удобства аналитического описания модели перейдем к непрерывному представлению, т. е. будем считать, что координаты нейронов принимают континуум значений. Структуру связей будем считать однородной, т. е. $s(x, \theta) = s(x - \theta)$. На основании формул (1) запишем выражения для средних значений возбуждающего и тормозного фронтов слоя [3] L_2, выбрав в качестве начала координат точку перегиба кривой $P_1(x, \Delta t)$, т. е. сделав замену переменных:

$$E_2(\xi) = N_1 \int_{-\infty}^{\infty} s_в(\xi - \theta) P_1(\theta)\, d\theta;$$
$$I_2(\xi) = N_1 \int_{-\infty}^{\infty} S_т(\xi - \theta) P_1(\theta)\, d\theta, \qquad (3)$$

где N_1 — число элементов слоя L_1 на единичном отрезке оси x.

Среднее значение результирующего входного воздействия (аналога медленного потенциала в реальном нейроне) на нейрон слоя L_2, расположенный в точке ξ, равно

$$\overline{U}_2(\xi) = E_2(\xi) - I_2(\xi). \qquad (4)$$

На основании выражения (1) дисперсия $U_2(\xi)$ может быть подсчитана по формуле

$$D(U) = N_1 \int_{-\infty}^{\infty} [s_в(\xi, \theta) - s_т(\xi, \theta)]^2 P_1(\theta)[1 - P_1(\theta)]\, d\theta. \qquad (5)$$

Так как $U(\xi)$ представляет собой сумму большого числа независимых случайных величин, можно считать, что значения $U_2(\xi)$ в каждой точке будут распределены по нормальному закону. Следовательно, вероятность срабатывания нейрона слоя L_2 определяется выражением

$$P_2(\xi) = \int_{h(\xi)}^{+\infty} \frac{1}{\sqrt{2\pi D(\xi)}} e^{-[\theta - \overline{U}(\xi)]^2/2D(\xi)}\, d\theta. \qquad (6)$$

На основании результатов, полученных при электрофизиологических исследованиях медиальных ядер верх-

[3] В том случае, когда модель не является однородной структурой, N_1 представляет собой функцию от x и входит под знак интеграла.

них олив, нейроны которых соответствуют слою L_1 модели, кривую изменения вероятности ответов нейронов первого уровня $P_1(\xi)$ вдоль оси x можно аппроксимировать следующей функцией:

$$P_1(\xi) = 1(-\xi) + 1(\xi)\, e^{-\xi}, \tag{7}$$

где $1(\xi) = \begin{cases} 1 & \text{при } \xi \geqslant 0, \\ 0 & \text{при } \xi < 0. \end{cases}$

Выбрав экспоненциальные функции связи

$$\begin{aligned} s_{\text{т}}^0(\xi, \theta) &= s_{\text{т}}^0 \exp(-|\xi - \theta|/R_{\text{т}}), \\ s_{\text{в}}^0(\xi_1\theta) &= s_{\text{в}}^0 \exp(-|\xi - \theta|/R_{\text{в}}) \end{aligned} \tag{8}$$

и произведя необходимые вычисления, получим следующие выражения для $\bar{U}_2(\xi)$ и $D(U_2)$:
при $\xi \leqslant 0$

$$\bar{U}(\xi) = N\left\{2(s_{\text{в}}^0 R_{\text{в}} - s_{\text{т}}^0 R_{\text{т}}) - \frac{s_{\text{в}}^0 R_{\text{в}}^2}{1+R_{\text{в}}} e^{-\xi/R_{\text{в}}} + \right.$$
$$\left. + \frac{S_{\text{т}}^0 R_{\text{т}}^2}{1+R_{\text{т}}} e^{\xi/R_{\text{т}}}\right\};$$

$$D[U(\xi)] = D(\xi) = N\left\{\frac{s_{\text{в}}^{02} R_{\text{в}}^2}{2(R_{\text{в}}+1)(R_{\text{в}}+2)} e^{2\xi/R_{\text{в}}} - \right.$$
$$- \frac{2 s_{\text{в}}^0 s_{\text{т}}^0 R_{\text{в}}^2 R_{\text{т}}^2}{(R_{\text{в}} + R_{\text{т}} + 2R_{\text{в}}R_{\text{т}})(R_{\text{в}} + R_{\text{т}} + R_{\text{в}}R_{\text{т}})} e^{\left(\frac{R_1+R_2}{R_1R_2}\right)\xi} +$$
$$\left. + \frac{s_{\text{т}}^{02} R_{\text{т}}^2}{2(R_{\text{т}}+1)(R_{\text{т}}+2)} e^{2\xi/R_{\text{т}}}\right\};$$

при $\xi \geqslant 0$

$$\bar{U}(\xi) = N\left\{2\left(\frac{R_{\text{в}} s_{\text{в}}^0}{1-R_{\text{в}}^2} - \frac{R_{\text{т}} s_{\text{т}}^0}{1-R_{\text{т}}^2}\right) e^{-\xi} - \frac{R_{\text{в}}^2 s_{\text{в}}^0}{1-R_{\text{в}}} e^{-\xi/R_{\text{в}}} + \right.$$
$$\left. + \frac{R_{\text{т}}^2 s_{\text{т}}^0}{1-R_{\text{т}}} e^{-\xi/R_{\text{т}}}\right\};$$

$$D(U(\xi)) = D(\xi) = \left\{\left[\frac{4R_{\text{в}} s_{\text{в}}^{02}}{4-R_{\text{в}}^2}\right] - \left[\frac{4R_{\text{в}}R_{\text{т}} s_{\text{в}}^0 s_{\text{т}}^0 (R_{\text{в}}+R_{\text{т}})}{(R_{\text{в}}+R_{\text{т}})^2 - R_{\text{в}}^2 R_{\text{т}}^2}\right] + \right.$$
$$+ \frac{4R_{\text{т}} s_{\text{т}}^{02}}{4-R_{\text{т}}^2} e^{-\xi} + \frac{4R_{\text{в}}R_{\text{т}} s_{\text{в}}^0 s_{\text{т}}^0 (R_{\text{в}}+R_{\text{т}})}{(R_{\text{в}}+R_{\text{т}})^2 - 4R_{\text{в}}^2 R_{\text{т}}^2} - \frac{R_{\text{в}} s_{\text{в}}^{02}}{1-R_{\text{в}}^2} -$$
$$\left. - \frac{R_{\text{т}} s_{\text{т}}^{02}}{1-R_{\text{т}}^2}\right] e^{-2\xi} + \frac{R_{\text{в}}^2 s_{\text{в}}^{02}}{2(1-R_{\text{в}})(2-R_{\text{в}})} e^{-2\xi/R_{\text{в}}} +$$

$$+\frac{2s_{\text{в}}^0 s_{\text{т}}^0 R_{\text{в}}^2 R_{\text{т}}^2}{(R_{\text{в}}+R_{\text{т}}-R_{\text{в}}R_{\text{т}})(R_{\text{в}}+R_{\text{т}}-2R_{\text{в}}R_{\text{т}})} e^{\left(\frac{R_{\text{т}}+R_{\text{в}}}{R_{\text{в}}R_{\text{т}}}\right)\xi} +$$

$$+\frac{R_{\text{т}}^2 s_{\text{т}}^{02}}{2(1-R_{\text{т}})(2-R_{\text{т}})} e^{-2\xi/R_{\text{т}}}\Bigg\} N.$$

Подставив значения $\bar{U}_2(x)$ и $D(U_2)$ в выражение (6), определим кривую изменения вероятности ответов нейронов слоя L_2. На рис. 7.15 приведены результаты расчета $\bar{U}_2(\xi)$, $\sigma_U(\xi) = \sqrt{D(U_2)}$ и $P_2(\xi)$ при аппроксимации кривой $P_1(\xi)$ по формуле (7) и следующих числовых значениях параметров связей: $s_{\text{в}}^0 = 130$; $s_{\text{т}}^0 = 15$; $R_{\text{в}} = 0{,}05$; $R_{\text{т}} = 0{,}5$; $h(\xi) = 0$ количество нейронов на единичном интервале выбиралось из условия

$$\bar{U}(\xi_0) = \sqrt{D(\xi_0)} = \sigma(\xi_0), \tag{10}$$

где ξ_0 — координата максимума $U(\xi)$.

Величина ξ_0 находится из условия наличия максимума ($dU(\xi)/d\xi = 0$, $d^2U/d\xi^2 < 0$):

$$\xi_0 = \frac{R_{\text{в}}R_{\text{т}}}{R_{\text{в}}-R_{\text{т}}} \ln\left[\frac{s_{\text{в}}^0(1+R_{\text{т}})R_{\text{в}}}{s_{\text{т}}^0(1+R_{\text{в}})R_{\text{т}}}\right] \approx -0{,}06.$$

При расчетных значениях $\sigma = 2{,}5$ и $\bar{U} = 0{,}2$ на основании (10) получим, что $N = 154$.

Из изложенного в 7.2.1. следует, что разрешающая способность модели определяется шириной возбужденной области на слое L_2. Будем характеризовать эту ширину отрезком $\Delta x_{0,5}$ оси x, на котором вероятность нейрона $P_2(\xi) \geqslant 0{,}5$. В рассмотренном примере $\Delta x_{0,5} = 0{,}15$.

Таким образом, при изменении измеряемого временного интервала Δt от 0 до 0,9 по положению возбужденной области на втором слое описанной нейронной структуры можно различить шесть градаций Δt (в то время как на первом слое при изменении Δt от 0 до 0,9 происходит лишь незначительное (на 0,6) изменение вероятности ответа нейрона).

Увеличение количества нейронов N_0 в модели в i раз приводит к увеличению ее разрешающей способности. Изменение в k раз $s_{\text{в}}^0$ и $s_{\text{т}}^0$ не влияет на результат. В самом деле, из рассмотрения выражений для $\bar{U}_2(\xi)$ и $D(U_2)$ следует $\bar{U}^*(ks_{\text{в}}^0, ks_{\text{т}}^0, R_{\text{в}}, R_{\text{т}}, iN_0) = (ki)\,\bar{U}(s_{\text{в}}^0, s_{\text{т}}^0, R_{\text{в}}, R_{\text{т}},$

N_0); $D^*(ks_в^0, ks_т^0, R_в, R_т, iN_0) = (k^2 i)D \times (s_в^0, s_т^0, R_в, R_т, N_0)$. Отсюда $\sigma^*(\xi)/U^*(\xi) = \sqrt{D^*(\xi)}/\bar{U}^*(\xi) = k\sqrt{i}\sigma/kiU = (1/\sqrt{i})(\sigma/U)$, т. е. относительная ошибка может быть сколько угодно малой, если плотность распределения нейронов достаточно велика. Как следствие этого происходит уменьшение $\Delta x_{0,5}$, т. е. увеличение разрешающей способности в $\sqrt{i}$ раз.

7.2.3. Результаты моделирования на ЭВМ

Аналитический расчет, проведенный в предыдущем разделе, был выполнен для идеализированного случая при неограниченной длине слоя элементов совпадения и непрерывном заполнении элементами слоя оси x. Этот расчет позволяет выяснить лишь основные качественные закономерности. Получение точных количественных оценок при анализе реальных структур, т. е. при дискретном заполнении и ограниченной длине слоя элементов совпадения, связано с большими вычислительными трудностями, вследствие чего расчет проводился на ЭВМ.

При расчете на ЭВМ принималось, что нейронный слой имел протяженность от -1 до $+1$ и на этом отрезке оси x было расположено $2N$ нейронов. Были просчитаны структуры со следующими функциями связи:

$$s_в(\xi, \theta) = s_в^0 \exp(-|\xi - \theta|/R_в),$$
$$s_т(\xi, \theta) = s_т^0 \exp(-|\xi - \theta|/R_т); \tag{11}$$

$$s_в(\xi, \theta) = s_в^0 \exp[-(\xi - \theta)^2/R_в^2],$$
$$s_т(\xi, \theta) = s_т^0 \exp[-(\xi - \theta)^2/R_т^2]; \tag{12}$$

$$s_в(\xi, \theta) = \begin{cases} s_в^0, & \text{при } |\xi - \theta| \leqslant R_в, \\ 0, & \text{при } |\xi - \theta| > R_в; \end{cases}$$
$$s_т(\xi, \theta) = \begin{cases} s_т^0 & \text{при } |\xi - \theta| \leqslant R_т, \\ 0 & \text{при } |\xi - \theta| > R_т. \end{cases} \tag{13}$$

В расчетах варьировались значения $s_в^0$, $s_т^0$, $R_в$ и $R_т$. Разрешающая способность модели характеризуется двумя величинами $\Delta x_{0,5}$ и η, последняя из которых определяется отношением контрастностей переходов от возбужденных нейронов к невозбужденным на первом и втором слоях модели $\eta = (\Delta x_{0,85}^{(1)} - \Delta x_{0,5}^{(1)})/(\Delta x_{0,85}^{(2)} - \Delta x_{0,5}^{(2)})$, где верхний

индекс при Δx означает принадлежность к первому или второму слою.

Вследствие ограниченной длины слоя в исследованных вариантах модели возникают дополнительные максимумы, соответствующие краям слоя, т. е. точкам $\xi_1 = -1$ и $\xi_2 = +1$. Эти максимумы не сдвигаются вдоль слоя нейронов при изменении Δt входной задержки, поэтому их легко можно подавить. Подавление краевых эффектов можно осуществить либо увеличением тормозных весов вблизи границ слоя, либо повышением порогов вблизи границ, либо введением специальных дополнительных тормозных нейронов, оказывающих дополнительное убывающее от границ к середине тормозное воздействие на нейроны слоя L_2 модели.

Рассмотренные способы принципиально эквивалентны и могут в той или иной мере использоваться в реальных структурах мозга. С точки зрения целесообразности использования перечисленных способов подавления краевых эффектов в реальных нейронных структурах следует отдать предпочтение последнему способу, так как при наличии эфферентного (идущего из центра) управления дополнительными тормозными нейронами возможно осуществлять управление порогами h (ξ) нейронов второго уровня. Это позволит перестраивать систему бинаурального анализа в соответствии с поставленной задачей при определении направления на один из нескольких находящихся в различных точках пространства источников звуковых сигналов. В расчетах на ЭВМ краевые эффекты подавлялись введением дополнительного торможения, убывающего в направлении слева направо по оси x:

$-\Delta U(\xi) = -A_т \exp(-|\xi + 1|/R_{A_т})$, $A_т = 400$; $R_{A_т} = 0{,}5$.

На рис. 7.16 приведены зависимости $\bar{U}(\xi)$, $\sigma(\xi)$, $P_2(\xi)$ при $h(\xi) = U(\xi_0) - \sigma(\xi_0)$; $N = 100$. Функции связи в этом примере задавались выражениями (11) при следующих значениях параметров: $s_в^0 = 130$; $s_т^0 = 15$; $R_в = 0{,}05$; $R_т = 0{,}5$.

Полученные в рассматриваемом случае величины $\Delta x_{0,5}$ и η соответственно равны 0,21; 4,8.

На рис. 7.17 приведены зависимости для случая колоколообразной убывающей функции связи (при тех же значениях параметров $s_в^0$, $s_т^0$, $R_в$, $R_т$ и N). Видно, что

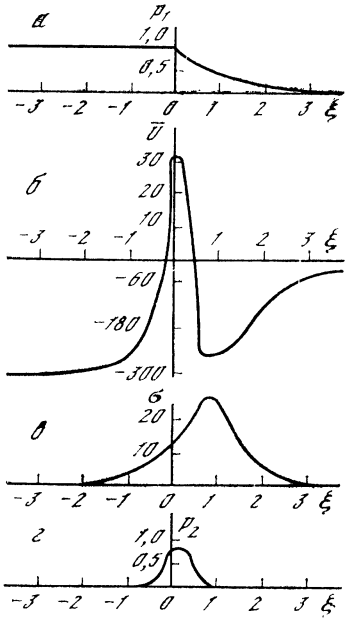


Рис. 7.15. Аналитический расчет

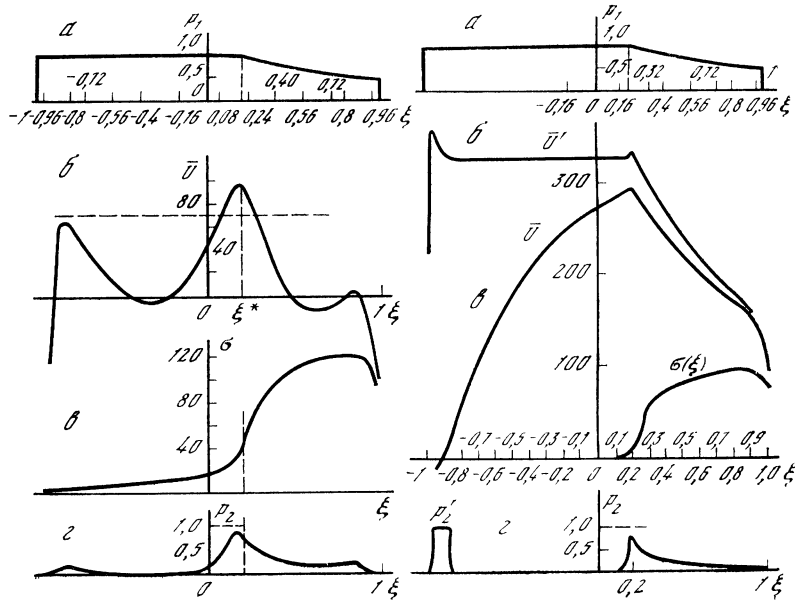
а — вероятность P_1 элементов L_1,
б — $\overline{U}(\xi)$,
в — $\sigma(\xi)$,
г — p_2,
p_2 — вероятность ответа элементов L_2

Рис. 7.16. Расчет на ЭВМ

а — p_1,
б — $\overline{U}(\xi)$,
в — $\sigma(\xi)$ величины $U(\xi)$,
г — p_2 — вероятности ответов элементов L_2

Рис. 7.17. Расчет на ЭВМ

а — p_1,
б — $\overline{U}'(\xi)$ (при наличии краевых эффектов),
в — $\overline{U}(\xi)$ (при введении дополнительного торможения краевого максимума),
г — $\sigma(\xi)$ величины $U(\xi)$



в этом случае получается лучшее разрешение $\Delta x_{0,5} = 0{,}18$; $\eta = 10$. Увеличение числа нейронов на каждом уровне до 300 ($N = 150$) повышает разрешение: $\Delta x_{0,5} = 0{,}15$; $\eta = 7$, вместо $\Delta x_{0,5} = 0{,}21$ и $\eta = 4{,}8$ при $N = 100$.

Сопоставление результатов, полученных аналитически и с помощью ЭВМ, показывает их хорошее совпадение. Следовательно, наряду с расчетами на ЭВМ для приближенной оценки параметров исследуемых нейронных структур может быть применен и аналитический метод.

* * *

I. Анализ психофизиологических и электрофизиологических данных о работе бинауральных отделов слуховой системы при определении направления на источник коротких звуковых сигналов позволяет заключить, что

1. В нейронных структурах бинауральных отделов измеряется сдвиг по времени между импульсами, пришедшими на левое и правое ухо, причем точность измерения этого временного интервала составляет единицы микросекунд.

2. Ошибка измерения временных интервалов в бинауральных отделах на порядок меньше зоны нестабильности нейронов — элементов совпадения, которые на уровне бинауральной обработки (медиальные ядра верхних олив) реагируют на сдвиг по времени между звуковыми сигналами, пришедшими на левое и правое ухо. Это означает, что благодаря специальной организации связей с элементами следующих уровней нейронных структур бинауральных отделов роль нестабильности отдельных элементов в параметрах системы в целом заметно снижается.

II. В основу модели, осуществляющей измерение временных интервалов нейронной структуры, могут быть положены следующие утверждения.

1. Нейроны — элементы совпадения первого уровня бинауральной обработки расположены упорядоченно вдоль некоторого направления, так что вероятность ответа их при наличии конкретного временного сдвига уменьшается слева направо вдоль этого направления, начиная с некоторой точки, местоположение которой определяется величиной временного сдвига между сигналами с левой и правой сторон.

2. Каждый нейрон второго уровня обработки произ-

водит пространственную суммацию ответов связанных с ним нейронов первого уровня.

3. Между нейронами второго уровня модели существует латеральное тормозное взаимодействие, причем параметры связей выбираются так, чтобы обеспечить выполнение операции выделения края.

III. Исследования на ЭВМ основанной на сформулированных выше предположениях модели нейронной сети показали, что в структуре из 200 элементов совпадения и 200 сумматоров может быть достигнуто снижение нестабильности примерно в десять раз: ошибка в измерении временного интервала составляет около 10 мкс при нестабильности элементов совпадения порядка 100 мкс.

При этом показано, что на разрешающую способность модели влияют:

1. Параметры возбуждающих и тормозных связей, т. е. вид функций, описывающих зависимость весового коэффициента суммирования от расстояния между нейронами; сопоставление экспоненциальной и колоколообразной функций связи, например, показало, что последняя позволяет улучшить разрешающую способность по сравнению с экспоненциальной примерно в два раза.

2. Количество нейронов первого уровня; при увеличении количества нейронов разрешающая способность возрастает, примерно как корень квадратный из числа нейронов.

7.3. Нейроподобные структуры, выполняющие математические операции

Перспективным направлением разработки технических информационных систем является создание реализующих широкий набор операций однородных вычислительных сред. Нейронные структуры, между элементами которых по определенным законам заданы связи, могут использоваться в качестве реализующих разнообразные операции эффективных систем. При этом в таких структурах осуществляется позиционное кодирование информации: величины входных и выходных сигналов, а также результаты промежуточных функциональных преобразований кодируются координатами центров локальных областей возбуждения на соответствующих слоях нейронной сети или координатами краев возбужденных областей. Края

возбужденных областей затем могут быть выделены за счет механизмов латерального торможения.

В проведенных исследованиях показано, что такие операции, как сложение, вычитание, деление, умножение, возведение в степень, логарифмирование и т. п., могут быть реализованы в однородных структурах из однотипных элементов (аналоговых нейронов [46]), между которыми заданы монотонно меняющиеся по какому-либо направлению функции связей. Рассмотрим примеры организации нейроподобных сетей, реализующих функции одного и нескольких аргументов, решающих системы линейных уравнений.

7.3.1. Функциональные свойства нейроподобного элемента

Элементом рассматриваемых сетей является нейрон-сумматор, выходной сигнал которого кодируется частотой генерации импульсов. Нейрон обладает способностью суммировать сигналы, приходящие от множества других нейронов (пространственная суммация), и усреднять полученную сумму за некоторый интервал времени (временная суммация). Для статических режимов работы математическое выражение зависимости выходного сигнала F нейрона (средней частоты генерации нервных импульсов реального нейрона) от входных сигналов F_i имеет вид [46]

$$F = \begin{cases} 0, & p \leqslant h, \\ k(p-h), & h < p < h + 1/k, \\ 1, & p \geqslant h + 1/k, \end{cases} \qquad (1)$$

где $p = \sum c_i F_i$; c_i — синаптический «вес» — коэффициент передачи по входу i; F_i — входные сигналы ($0 \leqslant F_i < 1$); p — величина, моделирующая постсинаптический потенциал нейрона; h — порог возбуждения ($0 \leqslant h < \infty$); k — тангенс наклона линейного участка характеристики рассматриваемых элементов настолько велик, что характеристики элементов близки к релейным.

7.3.2. Возрастающие функции одного аргумента

Рассмотрим сеть из двух слоев. Первый слой сети L_1 заполнен нейронами, пороги реакции которых монотонно возрастают от нуля вдоль положительной полуоси x_1.

На вход L_1 ко всем элементам слоя поступает неотрицательный временной сигнал $A(t)$. В результате на L_1 будут возбуждены элементы, расположенные на интервале $0 \leqslant x_1 \leqslant x_1^*$, где $x_1^* = A(t)$. В случае, когда входной сигнал $A(t)$ знакопеременный, уровень L_1 нужно дополнить слоем пороговых элементов, чувствительных к отрицательным воздействиям, например, за счет включения на входе сети элемента, инвертирующего знак. Эти элементы заполняют отрицательную полуось x_1 слоя L_1.

Второй уровень сети L_2— одномерный нейронный слой. Пороги нейронов равны нулю. Чтобы выполнить условие принципа места — появления на L_2 области возбуждения, координата края которой x_2^* пропорциональна величине некоторой конкретной функции $\varphi(x_1^*) = \varphi(A(t))$, зададим функцию связи слоев L_1 и L_2 в виде $c(x_1, x_2) = \varphi'(x_1) - x_2\delta(x_1)$, где $\varphi'(x_1) = d\varphi/dx_1$. То есть L_1 и L_2 связаны так, что поступающие от элементов L_1 на элементы L_2 возбуждающие воздействия возрастают пропорционально $\varphi'(x_1)$ и не зависят от координат x_2 элементов слоя L_2. Тормозные воздействия элементов слоя L_1 на элементы слоя L_2 возрастают с увеличением координат x_2 элементов слоя L_2 и не зависят от координат x_1 элементов слоя L_1.

Распределение $p(x_2)$ величин результирующих возбуждений на входах элементов слоя L_2 вдоль x_2 находится по формуле

$$p(x_2) = \int_{-\infty}^{+\infty} c(x_1, x_2) F_1(x_1)\, dx_1 = \int_0^{x_1^*} c(x_1, x_2) F_1(x_1)\, dx_1.$$

Подставив в это выражение значение $c(x_1, x_2) = \varphi'(x_1) - x_2\delta(x_1)$, получим

$$P(x_2) = \int_0^{x_1^*} F_1(x_1)\varphi'(x_1)\, dx_1 - x_2 \int_0^{x_1^*} \delta(x_1) F_1(x_1)\, dx_1.$$

Первый интеграл по обобщенной теореме о среднем равен

$$F_1(\xi) \int_0^{x_1^*} \varphi'(x_1)\, dx_1 = F_1(\xi)[\varphi(x_1^*) - \varphi(0)],$$

где $0 < \xi < x_1^*$, при условии, что $F_1(x_1)$ непрерывна, а

$\varphi(x_1)$ не меняет знак в интервале $[0, x_1^*]$. Эти условия определяются свойствами элементов и, таким образом, всегда могут быть выполнены. Второй интеграл равен $x_2 F_1(0)$.

Как видно из аналитического выражения, $p(x_2)$ сначала больше нуля (при $x_2 < x_2^*$), затем при некотором x_2^* пересекает нулевой уровень и при $x_2 > x_2^*$ становится отрицательной. Координата x_2^* определяет край возбужденной области на L_2. Определим x_2^*:

$$p(x_2^*) = F_1(\xi)[\varphi(x_1^*) - \varphi(0)] - x_2^* F_1(0).$$

Отсюда $x_2 = [F_1(\xi)/F_1(0)(\varphi(x_1^*) - \varphi(0))$. Вследствие релейности характеристик элементов $F_1(0)$ и $F_1(\xi)$ близки по величине к единице, и их отношение также близко к единице, следовательно, $x_2^* \approx \varphi(x_1^*) - \varphi(0)$. Константу $\varphi(0)$ можно исключить, если ввести новую переменную $x_2' = x_2 + \varphi(0)$. Тогда по координате x_2' величина $x_2'^* = \varphi(x_1^*) = \varphi(A(t))$.

Таким образом, показано, что при таком способе задания связей L_1 с L_2 сеть реализует заданную математическую функцию одного аргумента в соответствии с принципом места. В качестве $\varphi(x)$ могут быть взяты такие функции, как x^n (где $n \geqslant 0$), $\log_a x$ (для $x > 1$), e^x, a^x и т. п.

7.3.3. Функции многих аргументов

Рассмотрим нейронные сети, выполняющие такие операции, как алгебраическое суммирование нескольких сигналов, деление и умножение сигналов.

Алгебраическое суммирование. Пусть имеется сеть из двух уровней. На первом уровне L_1 имеется n одномерных входных слоев L_{1i}. На каждом слое вдоль оси x нейроны располагаются в порядке возрастания порогов $h(x_{i1}) = x_{1i}$ (рис. 7.18,*а*). Тогда аналоговые сигналы $A_1(t)$, $A_2(t)$, ... , $A_n(t)$, поступающие на слои L_{11}, . . ., L_{1n} уровня L_1, будут приводить к возбуждению элементов в пределах областей, простирающихся от $x_i = 0$ до $x_{1i} = x_{1i}^*$, где $x_{11}^* = A_1(t)$, $x_{12}^* = A_2(t)$, . . ., $x_{1n}^* = A_n(t)$ (рис. 7.18,*а*). На слое L_{21} уровня L_2 также располагаются элементы, пороги которых $h(x_{21}) = x_{21}$. Пусть $c(x_{1i}x_{21}) = c_i$, где c_i — положительные либо отрицательные постоянные коэффициенты. Тогда распределение $p(x_{21})$ (для случая

непрерывного заполнения элементами уровней L_1 и L_2) будет иметь вид (рис. 7.18,*б*):

$$p(x_{21}) = \int_{-\infty}^{+\infty} F(x_{11})\, c_1(x_{11}, x_{21})\, dx_{1n} + \\ + \ldots + \int_{-\infty}^{\infty} F(x_{1n})\, c_n(x_{1n}, x_{21})\, dx_{1n} = \sum_{i=1}^{n} c_i \int_{0}^{x_{1i}^*} F(x_{1i})\, dx_{1i}.$$

Учитывая, что $F(x_{1i})$ на участках $0 \leqslant x_{1i} \leqslant x_{1i}^*$ близки к единице, получим $p(x_{21}) = \sum_{i=1}^{n} c_i x_{1i}^*$. Далее, учитывая (1),

$$F(x_{21}) = \begin{cases} 0, & \sum_{i=1}^{n} c_i x_{1i}^* \leqslant x_{21}; \\ k(p - x_{21}), & x_{21} < \sum_{i=1}^{n} c_i x_{1i}^* < x_{21} + 1/k; \\ 1, & \sum_{i=1}^{n} c_i x_{1i}^* > x_{21} + 1/k, \end{cases}$$

получим, что $F(x_{21})$ будет иметь вид, показанный на рис. 7.18,*в*. Координата x_{21}^* края возбужденной области пропорциональна $\sum_{i=1}^{n} c_i x_{1i}^*$, т. е. определяет (кодирует) величину суммы входных воздействий. Таким образом, при описанной организации связей рассмотренная сеть выполняет операцию «алгебраического суммирования» в соответствии с требованиями принципа места.

Деление. Рассмотрим сеть из двух уровней. Пусть на уровне L_1 сети имеются два входных одномерных уровня L_{11} и L_{12}. На каждом из них вдоль осей x_{11} и x_{12} расположены нейроны в порядке возрастания их порогов. Входные неотрицательные аналоговые сигналы $A_1(t)$ и и $A_2(t)$ приводят к возбуждению элементов слоев на интервалах $0 \leqslant x_{11} \leqslant x_{11}^*$ и $0 \leqslant x_{12} \leqslant x_{12}^*$, где $x_{11}^* = A_1(t)$, а $x_{12}^* = A_2(t)$ (рис.7.19,*а*).

Зададим функции связей между уровнями в виде $c(x_{12}, x_{21}) = -\alpha x_{21}$ $c(x_{11}, x_{21}) = \alpha$ (где $\alpha \neq 0$). То есть два любых элемента слоев L_{11} и L_{21} связаны одинаковыми коэффициентами, а коэффициент связи элемента L_{12} зависит только от координаты x_{21} элемента L_{21} (пропор-

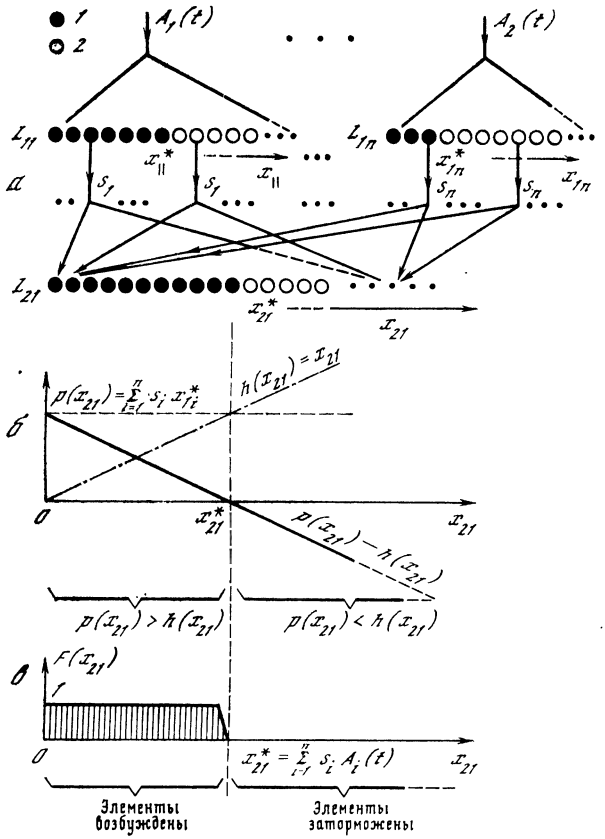


Рис. 7.18. Организация нейронной сети, выполняющей операцию суммирования нескольких входных сигналов

а — структура сети; *б* — распределение вдоль x_{21} входного возбуждения $p(x_{21})$ порогов $h(x_{21})$ и превышения над порогами $p(x_{21}) - h(x_{21})$ элементов L_2; *в* — распределение вдоль x_2 выходного возбуждения $F(x_{21})$ элементов L_2 (*1*, *2* — возбужденный и невозбужденный элементы соответственно)

ционален x_{21}). Тогда

$$P(x_{21}) = \int_0^{x_{11}^*} c(x_{11}, x_{21}) F(x_{11}) dx_{11} + \int_0^{x_{12}^*} c(x_{12}, x_{21}) F(x_{12}) dx_{12} = \alpha x_{11}^* - \alpha x_{12}^* x_{21}$$

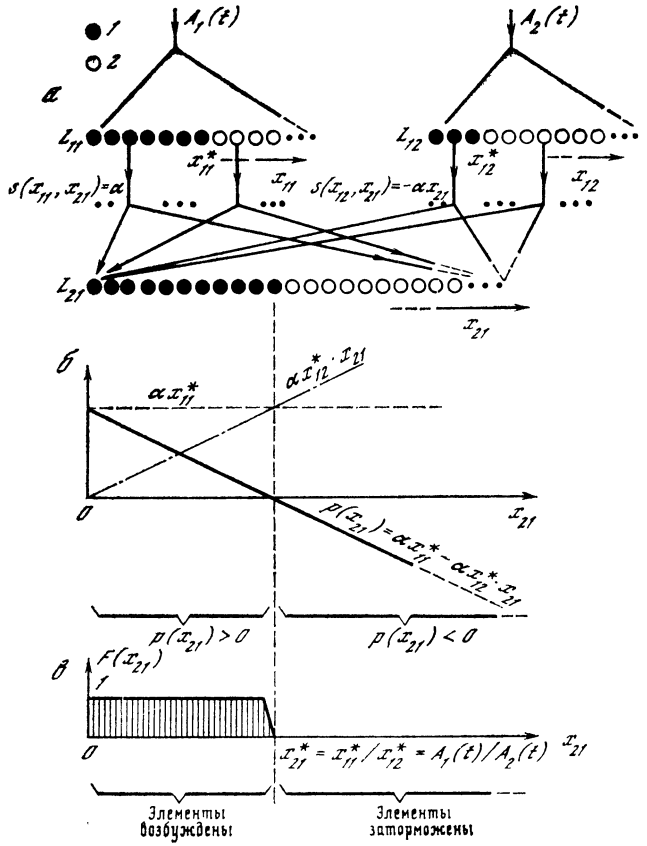


Рис. 7.19. Организация нейронной сети, выполняющей операцию деления входного сигнала $A_{11}(t)$ на входной сигнал $A_{12}(t)$

а — структура сети; *б* — распределение вдоль x_{21} входного возбуждения $p(x_{21})$ и составляющих его возбуждающего αx_{11}^* и тормозного $\alpha x_{12} x_{21}$ компонентов; *в* — распределение вдоль x_{21} выходного возбуждения $F(x_{21})$ элементов L_2 (*1*, *2* — возбужденный и невозбужденный элементы соответственно)

(см. рис. 7.19,*б*). Соответственно $F(x_{21})$ имеет вид, показанный на рис. 7.19,*в*. Координату края x_{21}^* области возбуждения на L_2 находим из условия $P(x_{21}^*) = 0$. Получим $x_{21} = x_{11}^*/x_{12}^* = A_1(t)/A_2(t)$, т. е. описанная сеть выполняет операцию деления $A_1(t)$ на $A_2(t)$.

Умножение. Уровень L_1 организован так же, как и в предыдущем случае. На L_2 имеется два слоя L_{21} и L_{22}. Связи между L_1 и L_{21} организованы следующим образом:

$c\,(x_{11},\ x_{21}) = \alpha x_{11}$, $c\,(x_{12},\ x_{21}) = -(\alpha/2)x_{21}$. Отсюда $p\,(x_{21}) = \alpha x_{11}^{*2}/2 - \alpha x_{12}^{*} x_{21}/2$, $F\,(x_{21})$ отлична от нуля на интервале $0 - x_{21}^{*}$, где $x_{21}^{*} = x_{11}^{*2}/x_{12}^{*}$. Функции связей L_1 и L_{22} имеют вид $c\,(x_{11},\ x_{22}) = \alpha/2$; $c\,(x_{12},\ x_{22}) = -\alpha x_{22} x_{12}$. Отсюда $p\,(x_{22}) = \alpha x_{11}^{*}/2 - \alpha x_{12}^{*2} x_{22}/2$, $F\,(x_{22})$ отлична от нуля на интервале $0 - x_{22}^{*}$, где $x_{22}^{*} = x_{11}^{*}/x_{12}^{*2}$. Связи между L_2 и L_3 организованы по типу связей между L_1 и L_2 сети, выполняющей операцию деления. Тогда на выходном слое L_3 сети возникает область возбуждения, координата x_{31}^{*} края которой будет пропорциональна величинам $x_{21}^{*}/x_{22}^{*} = x_{11}^{*2} x_{12}^{*2}/x_{12}^{*} x_{11}^{*} = x_{11}^{*} x_{12}^{*}$. То есть рассмотренная сеть из трех уровней реализует операцию умножения входных сигналов $A_1\,(t)$ и $A_2\,(t)$.

* * *

Рассмотренные примеры сетей из нейроподобных элементов показывают, что в структуре из однотипных элементов (нейронов) только за счет рациональной организации связей могут быть реализованы различные вычислительные устройства.

Класс выполняемых нейронными сетями операций может быть существенно расширен за счет использования в качестве промежуточных слоев сетей, выполняющих элементарные функции. Такие операции, как умножение и деление, можно упростить, если сначала выполнить логарифмирование каждого из нескольких входных сигналов, потом произвести их алгебраическое суммирование, а затем операцию возведения в степень, равную полученному результату.

Информационные преобразования в таких сетях осуществляются по множеству параллельных каналов, что ускоряет процесс обработки. Входные, выходные и промежуточные результаты вычислений кодируются положением края возбужденной области на соответствующих слоях сети (позиционное кодирование), что повышает надежность устройства. При необходимости координаты краев возбужденных областей могут выделяться введением дополнительных сетей с латеральными тормозными связями, выбираемыми в соответствии с требованиями, указанными в работе [46].

Рассмотренные сети могут быть использованы для построения адаптивных нейроподобных вычислительных

устройств с параллельной обработкой информации. Физической основой для их создания могут служить, например, электролюминесцентные среды [3]. Использование управляемых перестраиваемых связей позволит реализовать на основе унифицированной сети параллельный процессор с широкими функциональными возможностями. Блок управления связями может быть реализован в обычной управляющей ЭВМ или же на базе таких же нейронных структур, как и унифицированная сеть.

7.4. Нейроподобные сети для решения систем линейных уравнений

Пусть задана система из n уравнений с n неизвестными: $\hat{A}\mathbf{x} = \mathbf{F}$, где $\hat{A}$ — матрица коэффициентов, $\mathbf{x} = (x_1, x_2, \ldots, x_n)$ — неизвестный вектор, $\mathbf{F} = (F_1, F_2, \ldots, F_n)$ — известное, заданное воздействие.

На базе нейронных структур могут быть предложены различные варианты схем, реализующих параллельные алгоритмы решения систем уравнений, не требующие вычисления обратной матрицы $\hat{A}^{-1}$. Рассмотрим несколько вариантов организации нейронных сетей для решения систем линейных уравнений.

7.4.1. Нейронная сеть с обратными связями (рис. 7.20)

На выходе такой сети в установившемся режиме (статика) вектор выходных сигналов $\mathbf{g}$ будет равен вектору $\mathbf{x}$, если матрица связей $\hat{C}^* = \hat{E} - \hat{A}$.

Доказательство:

$\mathbf{F} + \hat{C}^*\mathbf{g} = \mathbf{g}$ — уравнение, описывающее процессы в сети, $\mathbf{F} + (\hat{E} - \hat{A})\mathbf{g} = \mathbf{g}$, $\mathbf{F} + \mathbf{g} - \hat{A}\mathbf{g} = \mathbf{g}$, отсюда $\mathbf{F} = \hat{A}\mathbf{g}$, следовательно, $\mathbf{g} = \mathbf{x}$.

Таким образом, для решения системы линейных уравнений $\hat{A}\mathbf{x} = \mathbf{F}$ с известными коэффициентами, задаваемыми матрицей

$$\hat{A} = \begin{pmatrix} \alpha_{11} & \alpha_{12} & \ldots & \alpha_{1n} \\ \alpha_{21} & \alpha_{22} & \ldots & \alpha_{2n} \\ \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ \alpha_{n1} & \alpha_{n2} & \ldots & \alpha_{nn} \end{pmatrix},$$

необходимо реализовать нейронную сеть с обратными

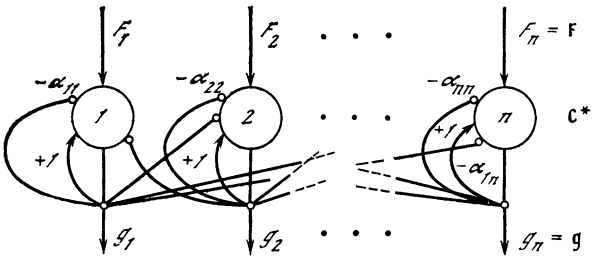


Рис. 7.20. Нейронная сеть с обратными латеральными связями (решение системы уравнений $A\mathbf{x} = \mathbf{F}$)

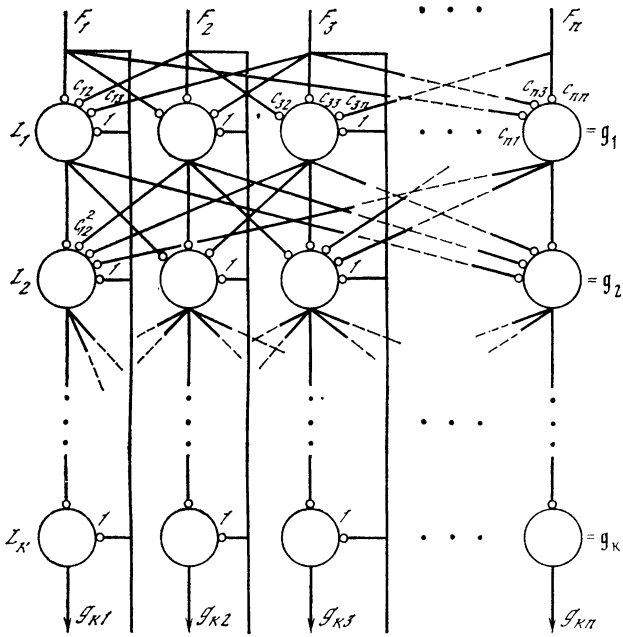


Рис. 7.21. K-слойная нейронная сеть с прямыми латеральными связями (итеративное решение системы $A\mathbf{x} = \mathbf{F}$)

перекрестными связями. Коэффициенты связей c_i (коэффициенты передачи выходного сигнала от нейрона номер j к нейрону номер i) определяются следующим образом: $c_{ii} = 1 - \alpha_{ii}$, $c_{ij} = -\alpha_{ij}$, $i \neq j$.

Таким образом, выходной сигнал каждого j-го нейрона через обратную связь с весовым коэффициентом $1 - \alpha_{jj}$ подается на свой вход, а через обратные связи

с коэффициентами — α_{ij} на входы других i-х нейронов. При помощи такой нейронной сети можно просто решать системы уравнений, используя управляемые коэффициенты. Для решения конкретной системы нужно лишь установить коэффициенты c_{ij} и затем подать на входы сети сигнал F. Достаточным условием применимости такого метода решения является требование, чтобы радиус спектра собственных значений матрицы $\hat{A}$ был меньше единицы. Или более сильное требование, чтобы сумма квадратов коэффициентов $\sum_{j=1}^{n} \alpha_{ij}^2$ каждой из строк матрицы A была меньше единицы. Последнее означает, что мощность синаптических связей $\sum_{j=1}^{n} c_{ij}^2$ каждого нейрона меньше единицы.

По-видимому, всегда можно ввести для матрицы $\hat{A}$ нормирующий множитель k, такой, чтобы новая система уравнений $k\hat{A}x = kF$ могла быть решена при помощи нейронной сети. Для этого нужно, чтобы k определялся из условия $\max\limits_{j=1,\ldots,n} \left\{\sum\limits_{j=1}^{n} (k\alpha_{ij})^2\right\} < 1$.

Далее, так как выходной сигнал g_j не может превышать $g = 1$, то необходимо, чтобы $\max\limits_{i=1,2,\ldots,n} \{g_i\} \leqslant 1$. Если получается, что какое-либо $g_i > 1$, то необходимо ввести еще один нормирующий множитель, добиваясь, чтобы $\max\{g_j\} \leqslant 1$. Однако в нейронных структурах нормировка не требуется: так как векторы F всегда находятся внутри сферы единичного радиуса в n-мерном пространстве, то при соблюдении условий, что $\sum_{j=1}^{n} \alpha_{ij}^2 < 1$ $\left(\text{или } \sum_{j=1}^{n} |\alpha_{ij}| < 1\right)$, векторы g также будут находиться внутри сферы единичного радиуса.

7.4.2. K-слойная нейронная сеть, дающая приближенное решение системы $\hat{A}\mathbf{x} = \mathbf{F}$

Имеется в виду нейронная сеть с прямыми латеральными связями, итеративно решающая систему линейных уравнений с заданной точностью. Матрицы коэффициентов связей между двумя последовательными слоями l и

$l+1 \parallel c_{ij}^{ll+1} \parallel$ равны $-\hat{A}$ ($l = 0, 1, 2, \ldots, k-1$). Сигнал на выходном слое L_k, описываемый вектором g_k, определяется следующим образом: $g_k = \mathbf{F} + (\hat{C} + \hat{C}^2 + \ldots + \hat{C}^k)\mathbf{F} = (\hat{E} - \hat{C}^{k+1})(\hat{E} - \hat{C})^{-1}\mathbf{F}$. То есть при $\parallel \hat{C}^k \parallel \approx 0$, $g_k \approx (\hat{E} - \hat{C})^{-1}\mathbf{F}$ и при условии $\hat{C} = \hat{E} - \hat{A}$ сеть приближенно решает $\hat{A}\mathbf{x} = F$, $g_k = \mathbf{x}$. Погрешность определения $\mathbf{x}$ равна $(\hat{C}^{k-1}\hat{A}^{-1})F$. На рис. 7.21 показана схема организации K-слойной нейронной сети с прямыми латеральными связями, решающей систему линейных уравнений.

7.4.3. Нейронная сеть из двух последовательных слоев с прямыми латеральными связями, приближенно решающая систему $\hat{A}\mathbf{x} = \mathbf{F}$

Слой L_1 состоит из k подслоев $L_{11}, L_{12}, \ldots, L_{1k}$, работающих параллельно. Слой L_2 — нейроны сумматоры. Структура сети показана на рис. 7.22. Матрицы связей $\hat{C}^0, \hat{C}^1, \ldots, \hat{C}^k$, $\hat{C}^{1,2}$ заданы следующие: $\hat{C}^0 = \hat{E}$, $\hat{C}^1 = \hat{E} - \hat{A}$, $\hat{C}^2 = (\hat{E} - \hat{A})^2, \ldots, \hat{C}^k = (\hat{E} - \hat{A})^k$. Матрицы $\hat{C}_j^{1,2}$ определяют связи L_{1j} с L_2 ($j = 1, 2, \ldots, k$) и равны единичной матрице $\hat{E}$. Выходной сигнал $g_2 = F + (\hat{C}^{(1)} + \hat{C}^{(2)} + \ldots + \hat{C}^{(k)})F = (\hat{E} - (\hat{E} - \hat{A})^{k+1})A^{-1}F \approx \hat{A}^{-1}\mathbf{F}$; т. е. $g_2 \approx \mathbf{x}$.

7.4.4. К-слойная нейронная сеть с обратными связями, решающая систему $\hat{A}_1\hat{A}_2\hat{A}_3 \ldots \hat{A}_k\mathbf{x} = \mathbf{F}$

Схема сети изображена на рис. 7.23. Матрица обратных связей в L_1 $\hat{C}_{11} = \hat{E} - \hat{A}_1$, матрица обратных связей в L_2 $\hat{C}_{22} = \hat{E} - \hat{A}_2, \ldots$, матрица обратных связей в L_k $\hat{C}_{kk} = \hat{E} - \hat{A}_k$. Выходные векторы g_k на каждом k-м слое определяются из соотношений

$$\hat{A}_1 \ldots \hat{A}_k\mathbf{x} = \mathbf{F};$$

$$F + (\hat{E} - \hat{A}_1)g_1 = g_1, \quad \hat{A}_1 g_1 = F, \quad g_1 = \hat{A}_1^{-1}\mathbf{F};$$

$$g_1 + (\hat{E} - \hat{A}_2)g_2 = g_2, \quad \hat{A}_2 g_2 = g_1, \quad g_2 = (\hat{A}_2\hat{A}_1)^{-1}\mathbf{F};$$

$$\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots$$

$$g_k + (\hat{E} - \hat{A}_k)g_k = g_k, \quad \hat{A}_k g_k = g_{k-1}; \quad g_k = (\hat{A}_k\hat{A}_{k-1} \ldots \hat{A}_1)^{-1}\mathbf{F}.$$

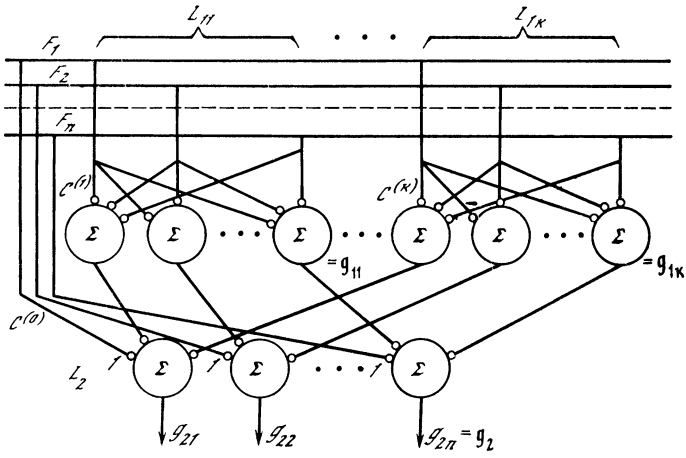


Рис. 7.22. Нейронная сеть их двух последовательных слоев с прямыми латеральными связями, приближенно решающая систему $\hat{A}\mathbf{x} = \mathbf{F}$

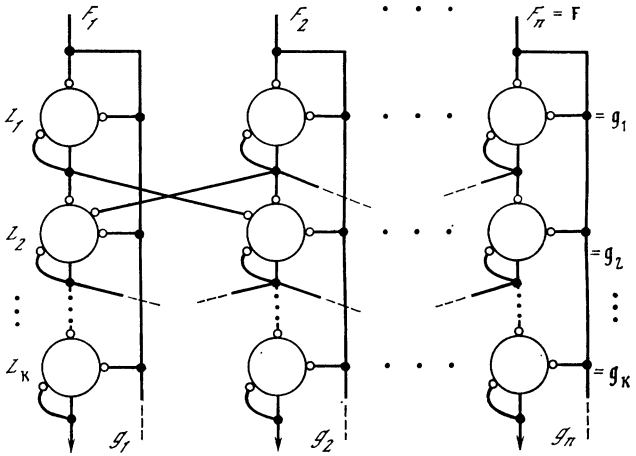


Рис. 7.23. K-слойная нейронная сеть с обратными латеральными связями (решение системы $\hat{A}_1\hat{A}_2 \ldots \hat{A}_k\mathbf{x} = \mathbf{F}$)

Таким образом, рассмотренная сеть решает систему линейных уравнений вида

$$\left(\prod_{i=1}^{k} \hat{A}_i\right)\mathbf{x} = \mathbf{F}.$$

7.5. Нейробионическая виброметрия механизмов

Важной задачей машиностроения является разработка методов акустической диагностики работающих механизмов по производимому ими шуму. В разделе излагается способ автоматического обнаружения некоторых неисправностей механизмов часов в результате анализа шумовых вибрационных процессов, сопровождающих ход часов. Используемые при анализе вибропроцессов алгоритмы и аппаратура основаны на бионических принципах организации слухового и тактильного анализаторов. Разработанный метод позволяет посредством автоматического анализа акустических шумов, производимых механизмом часов, оценивать точность хода часов и величину биений колес ангренажа; отбраковывать механизмы, точность хода которых меньше нормы; указывать колеса, биения которых превышают норму. В качестве исходного материала для исследований использовались шумы механизмов часов, в которых поочередно заменялись колеса ангренажа на такие же колеса, радиальные биения которых превышают допустимые.

С точки зрения вибродиагностики часовой механизм в процессе работы представляет собой систему многокомпонентных зависимых виброисточников, работающих в режиме ударных возбуждений. Каждое ударное возбуждение представляет собой нестационарный случайный процесс. Для анализа таких процессов в технике пока еще не существует универсальных рецептов, акустическая диагностика состояния конкретного механизма представляет каждый раз самостоятельную поисковую задачу. Так как реальные вибропроцессы в большинстве случаев являются случайными [8], то для определения неисправностей выбирают характеристики, обычно используемые для описания случайных векторов [39].

В случаях, когда вибропроцессы являются нестационарными кратковременными сигналами («тиканье» часов), целесообразно применять алгоритмы, основанные на бионических принципах организации слухового и тактильного анализаторов, так как они представляют собой системы, приспособленные для восприятия нестационарных сигналов (таких, как речь и тактильные вибросигналы). Диагностика неисправностей механизмов часов по издаваемым в процессе хода часов акустическим шумам — вибрациям, по-видимому, окажется легкой в том

случае, если каждой неисправности будет соответствовать определенный набор особенностей — признаков в регистрируемом шуме. Для выяснения особенностей шумового процесса, соответствующих той или иной неисправности часов, необходимо предварительно исследовать шумы часовых механизмов с заранее известными неисправностями. В процессе такого исследования нужно выявить набор информативных признаков, содержащихся в акустическом шуме, который соответствует каждой конкретной неисправности. Проще всего это сделать введением в исправный механизм часов одиночных неисправных деталей, регистрации шумов до и после введения неисправности, сопоставления всевозможных параметров, характеризующих эти шумы, и выделения наиболее информативных признаков.

В настоящем разделе описан метод вибродиагностики часов для нахождения неисправности лишь одного типа: отбраковки механизмов, биения колес ангренажа в которых превышают норму. Выделены некоторые качественные информативные признаки в вибросигналах для определения колес ангренажа, биения которых превышают норму, и оценки величины таких биений.

7.5.1. Экспериментальная запись шумов часовых механизмов одного и того же типа на магнитную ленту

При записи поочередно заменялись ангренажные колеса на колеса, радиальное биение которых больше допустимого. Исследовалось, как факторы внешних воздействий и различия, обусловленные естественным разбросом параметров механизмов часов, сказываются на характеристиках акустического шума механизмов. Последовательно на неисправные заменялись колеса: центральное, промежуточное, секундное, анкерное.

7.5.2. Автоматический анализ магнитных записей

Обработка магнитных записей вибрационных сигналов механизмов часов проводилась на специальном комплексе аппаратуры, содержащем бионический параллельный спектральный анализатор и гибридную аналого-цифровую вычислительную машину ГВС-100.

Узловым звеном комплекса аппаратуры является бионический спектроанализатор, в котором обработка ин-

формации производится на двух уровнях. Первый уровень обработки сигналов представляется в виде набора 30 параллельно работающих полосовых фильтров. Существенной особенностью является то, что добротность каждого из составляющих анализатор фильтров ниже добротности, обеспечиваемой работой системы в целом. Благодаря низкой добротности фильтров быстро заканчиваются процессы установления, уменьшается время анализа спектров сигналов, что существенно при анализе быстропротекающих нестационарных процессов.

На втором уровне — блоке дополнительной обработки сигналы фильтров детектируются и обрабатываются в специальной смоделированной в ЭВМ сети из элементов — аналоговых сумматоров с латеральными связями (см. разд. 7.1).

7.5.3. Выделение информативных признаков в вибрационном сигнале, соответствующих неисправностям

В графических записях вибропроцессов для случая исправных часов (биения колес не превышают допустимых пределов) и часов, в которых поставлено секундное колесо с радиальным биением 20 мкм, на глаз трудно заметить какую-либо закономерность, отражающую принадлежность первого механизма к классу исправных, а второго — к классу неисправных, причем с конкретной неисправностью. Однако, если подвергнуть последовательности таких сигналов специальной обработке, различия появляются. Рассмотрим некоторые из операций такой обработки.

I. **Многомерная гистограмма межимпульсных интервалов.** На рис. 7.24 приведено семейство гистограмм, построенных для 30 частотных каналов в случае исправных часов. На рис. 7.25 то же самое для случая неисправных часов, когда имеются радиальные биения секундного колеса 20 мкм.

Полученные результаты позволяют автоматически отбраковывать часы, радиальные биения колес ангренажа которых превышают допустимые значения. В качестве критерия исправности можно выбрать условие: если гистограмма на уровне 0,7 от максимума имеет среднеквадратичное уклонение меньше 4 мкс, то часы считаются исправными. Если же гистограмма несимметрична, слишком широка на уровне 0,7 или имеет несколько локаль-

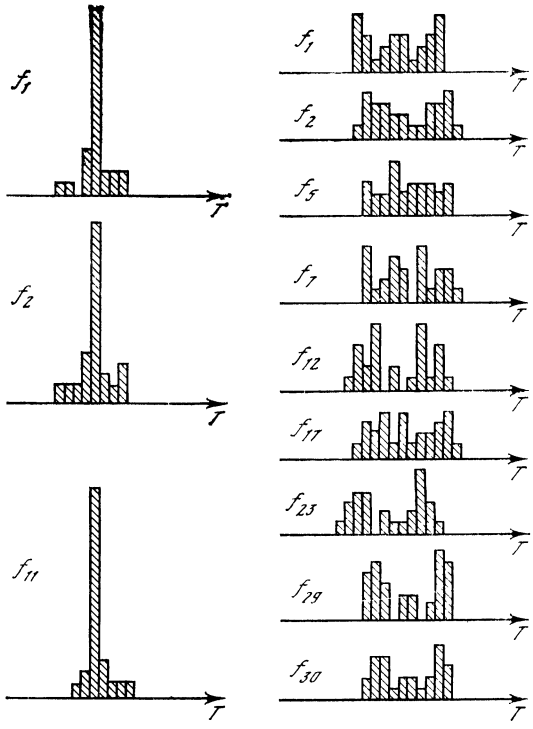


Рис. 7.24. Гистограммы межимпульсных интервалов для разных частотных каналов в случае исправных часов (f_1, f_2, f_{11} — 1-й, 2-й и 11-й частотные каналы)

Рис. 7.25. Гистограммы межимпульсных интервалов для разных частотных каналов в случае неисправных часов: радиальные биения секундного колеса порядка 20 мкм (f_1, f_2, . . ., f_{30} — 1-й, 2-й, ..., 30-й частотные каналы)

ных максимумов, то это означает, что биения колес ангренажа превышают допустимые. Чем шире гистограмма, тем больше неравномерность вращения колес ангренажа.

II. **Многомерная гистограмма постоянных времени нарастания и затухания спектральных компонентов.** Как указывалось, механизм часов можно представить в виде многосвязной колебательной системы, подвергающейся ударным воздействиям. Каждое колесо ангренажа можно характеризовать определенным набором спектральных компонентов, длительность нарастания и затухания которых в частотных каналах анализатора пропорциональна величине биений данного колеса. Таким образом, инфор-

мация о величине биений конкретного колеса будет содержаться в распределении постоянных нарастания $\tau_н$ и убывания $\tau_у$ динамических спектральных компонентов в частотных каналах. Разным колесам, отличающимся размерами, формой, местоположением и вследствие этого набором резонансных характеристик, будут соответствовать разные распределения $\tau_н(f)$ и $\tau_у(f)$. Так как вибрации деталей механизма часов — процесс случайный, информацию о $\tau_н$ и $\tau_у$ несут средние значения τ и диапазоны разброса этих значений, характеризуемые среднеквадратическими уклонениями $\sigma(\tau)$. Для получения значений $\tau_н$, $\tau_у$ и $\sigma(\tau)$ были разработаны алгоритм и программа, написанная на алгоритмических языках Автокод и Фортран. На рис. 7.26 приведена блок-схема алгоритма (алгоритм разработан В. П. Яхно).

7.5.4. Обсуждение

Таким образом, для диагностики неисправностей часов требуется выполнить следующие операции.

1. Определить усредненный динамический спектр шумовых процессов. Колебательный характер изменения каких-либо спектральных компонентов будет свидетельствовать: а) о наличии биений в механизме часов; б) о конкретном наборе каналов, в которых присутствуют биения; в) о конкретной неисправности.

2. Определить $\tau_н$ и $\tau_у$, $\sigma(\tau_н)$ и $\sigma(\tau_у)$. Большие $\sigma(\tau)$ в определенных каналах определяют величину биений, а совокупность каналов характеризует неисправность.

3. Выделить локальные максимумы динамического спектра.

4. Построить интервальные гистограммы для промежутков: а) между локальными максимумами $A_i(f, t)$; б) между точками максимальной крутизны нарастания $A_i(f, t)$, где i — номер ударного воздействия —«тика». Узкая гистограмма с малой $\sigma(T)$ характеризует «нормальные»— исправные часы. Расширение и асимметрия гистограммы свидетельствуют о наличии той или иной неисправности.

5. Автоматическая классификация состояний механизмов часов по нескольким, заранее установленным, классам, характеризующим разные неисправности. Алгоритм классификации может быть выполнен в виде самопрограммирующейся программы, перестраивающейся

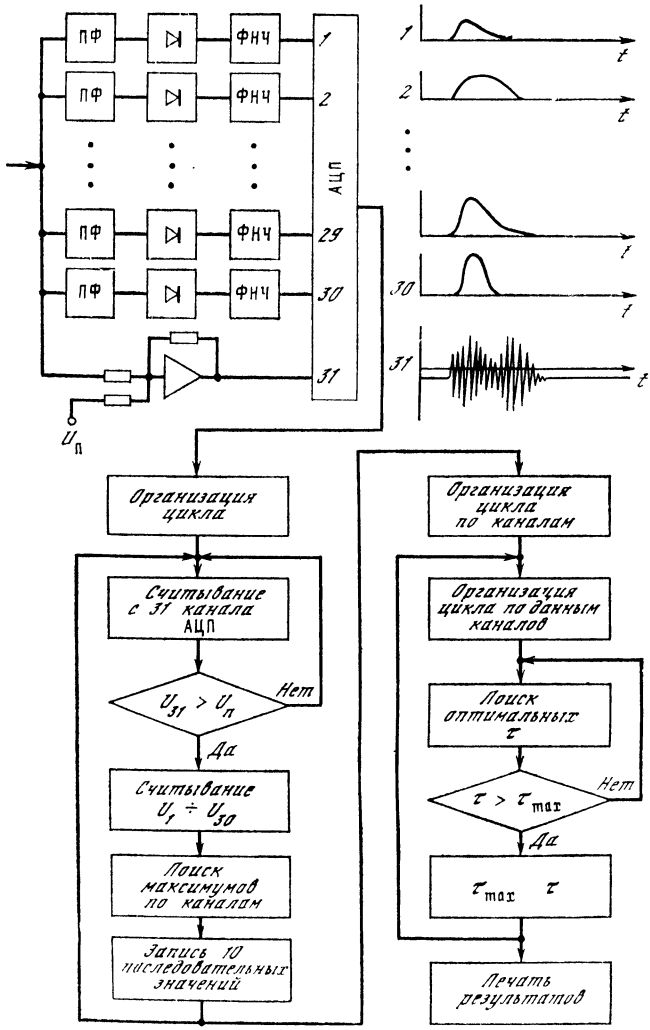


Рис. 7.26. Блок-схема алгоритма расчета постоянных времени биений

в зависимости от статических характеристик рассматриваемой серии часов, иными словами, обучающейся программы, способной по нескольким предъявлениям эталонных механизмов, а затем нескольких неисправных формировать правила разбиения последующих предъявлений на необходимое число классов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Бионический принцип преобразования информации в самой общей форме заключается в том, что элементарные образы разной сложности посредством специальной организации нейроподобных сетей отображаются в точки на специальных экранных поверхностях. Точки представляют собой отдельные нейроны-детекторы. При изменении сигнала на таком экране происходит перемещение отображающих сигнал точек — перемещение возбужденной области по множеству детекторов. Экранные структуры могут взаимодействовать между собой так, что экран более высокого уровня является инвариантом, на котором отображаются определенные соотношения сигналов нижележащих экранов.

Экран такого типа является удобной формой представления внешнего пространства инвариантно по отношению к расположению воспринимающих органов.

Особенностью отображающих экранных структур является то, что процесс переработки информации в них происходит параллельно во множестве образующих экранную структуру каналов. Замечательным свойством сетей из нейроподобных элементов является то, что на входе анализирующих структур используются обладающие малой селективностью элементы, а на выходе таких структур в результате специальной организации связей между нейроподобными элементами образуются элементы с высокой селективностью. В основе организации таких структур лежит принцип латерального торможения.

Бионический принцип управления также сводится к принципу организации экранных структур. В основе его — кодирование номером канала: каждому элементу экрана соответствует отдельный канал управления.

Применительно к управлению движением все внешнее пространство разбивается на зоны таким образом, что достижение каждой зоны определяется возбуждением отдельного канала — командного нейрона. Программа

движения реализуется структурно в виде дерева связей, соединяющего данный командный нейрон с другими командными нейронами нижних уровней, мотонейронами и мышечными единицами.

Процесс обучения как нейробионический принцип представляется в виде процесса изменения связей детекторов экранных структур с командными нейронами. Это обучение опосредовано структурой инвариантного экрана в том смысле, что связи между сигналами устанавливаются не прямо с тем или иным командным нейроном, а через элемент инвариантного экрана, который возбуждает командный нейрон в зависимости от положения, которое в данный момент занимает управляемый этими командными нейронами рабочий орган.

Бионические принципы открывают возможности построения систем управления роботов из универсальных модулей. Так, например, анализирующий нейронный модуль данной размерности перцептивного пространства может быть наделен самыми разными рецепторами при неизменной структуре связей. Аналогичным образом модуль в виде набора командных нейронов одной структуры может быть подключен к разным исполнительным механизмам. Наконец, обучение в нейробионическую систему управления вводится в виде перестройки структуры связей между модулем нейронного анализатора и модулем командных нейронов — модулем управления.

Особенностью бионического подхода к построению сенсорных и управляющих систем роботов и манипуляторов является применение структур параллельной обработки информации. Эта переработка информации используется непосредственно в целях выработки управляющих сигналов. Перспективным представляется использование принципа кодирования номером канала с использованием нейроподобных экранных структур для отображения сигналов и цепей управления при создании автономных устройств, которые должны успевать перерабатывать большие массивы информации в сжатые промежутки времени. Для таких устройств необходимо в короткие промежутки времени выделять и опознавать объекты в окружающей среде и в соответствии с целями управления вырабатывать координированные управляющие сигналы. При этом следует учитывать, что отображение внешней среды все время меняется в зависимости от состояния аппарата и окружающих его динамических объектов.

Поэтому команды для достижения выбранной цели автономного устройства должны оперативно учитывать изменяющуюся внешнюю обстановку и занимаемое им положение. Использование инвариантных экранов отображения сигналов для организации управляющих сигналов командных элементов представляет собой новый путь эффективного управления.

Высокая степень адаптивности таких систем достигается за счет введения обучения при помощи перестройки связей детекторов с командными нейронами. Эффективность обучения возрастает благодаря использованию инвариантных экранов отображения сигналов в цепях управления. Процесс обучения в этом случае опосредован представлением сигнала на инвариантном экране, что позволяет формировать обобщенное действие, определяющееся достигнутым положением рабочего органа и цели.

Электронная библиотека
scilib.narod.ru
scanned by
http://scilib.narod.ru

ЛИТЕРАТУРА

1. *Альтман Я. А.* Локализация звука (нейрофизиологические механизмы). Л.: Наука, 1972. 167 с.
2. А. С. 754202 (СССР). Преобразователь угла наклона прямой/ М. Ю. Блознячис, Г. Г. Вайткявичюс, М. А. Карамос, Е. Н. Соколов. Заявл. 7.08.80; Опубл. в Б. И., 1981, № 29.
3. *Барсова Л. И.* Морфологический анализ слуховых ядер продолговатого мозга сов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР, 1973. 25 с.
4. *Богословская Л. С., Пуцилло Е. В., Шура-Бура Т. М.* и др. Распространение возбуждения по волокну с локальными неоднородностями (результаты моделирования).— Биофизика, 1973, т.18, № 5, с. 886—890.
5. *Богословская Л. С., Поляков Г. И., Шмелев Л. А.* Информационные процессы в дендритных структурах.— В кн.: II Междунар. конф. «Бионика-78»: Тез. докл. М.; Л., 1978, т. 1, с. 12—14.
6. *Богословская Л. С., Солнцева Г. Н.* Слуховая система млекопитающих. М.: Наука, 1979. 239 с.
7. *Богословская Л. С., Поляков Г. И.* Пути морфологического прогресса нервных центров у высших позвоночных. М.: Наука, 1981. 160 с.
8. *Божко А. Е., Урецкий Я. С.* Системы формирования спектра случайных вибраций. Киев: Наук. думка, 1979. 176 с.
9. *Воронков Р. С.* Некоторые представления о работе и организации периферической части обонятельной системы.— Биол. науки, 1979, № 5, с. 17—27.
10. *Габуния Д. Ш., Шмелев Л. А.* Модель нейронных структур тактильного анализатора вибрационных сигналов.— В кн.: Анализ и синтез речи в системах управления. М.: НС по компл. пробл. «Кибернетика», 1981, с. 131—150.
11. *Джадд Д., Вышецки Г.* Цвет в науке и технике. М.: Мир, 1978. 592 с.
12. *Добрачев Ю. П., Симкин Г. Н.* Современные теории эхолокации летучих мышей.— В кн.: Адаптивные механизмы акустической ориентации. М.: Изд-во МГУ, 1973.
13. *Дубинин Ф. Д.* Физические модели континуальных систем.— Автометрия, 1966, № 4.
14. *В. М. Белькович, Дубровский Н. А.* Сенсорные основы ориентации китообразных. Л.: Наука, 1976. 204 с.

15. *Ефимов Н. В., Розендорн Э. Р.* Линейная алгебра и многомерная геометрия. М.: Наука, 1974. 543 с.
16. *Измайлов Ч. А.* Сферическая модель цветоразличения. М.: Изд-во МГУ, 1980. 171 с.
17. *Кетлерис Й. Й.* Детектирование движения объектов нейронами зрительной коры кролика: Автореф. дис.. ... канд. биол. наук. Вильнюс: Вильнюс. гос. ун-т, 1979. 184 с.
18. *Колмогоров А. Н., Фомин С. В.* Элементы теории функций и функционального анализа. М.: Наука, 1976. 542 с.
19. *Костюк П. Г., Крышталь О. А.* Механизмы электрической возбудимости нервной клетки. М.: Наука, 1981. 204 с.
20. *Любинский И. А., Позин Н. В.* Принципы информационных преобразований в модели нейронной сети слуховой системы — статика.— АиТ, 1968, т. 19, № 1.
21. *Любинский И. А., Позин Н. В.* Моделирование процессов переработки информации в нейроне. Ч. I, II — АиТ, 1965, т. 26, № 10, 12.
22. *Любинский И. А., Позин Н. В., Яхно В. П.* Анализ моделей однородного нейронного слоя с латеральными связями.— АиТ, 1967, № 10.
23. *Любинский И. А., Позин Н. В., Яхно В. П.* Оценка свойств фильтрового спектрального анализатора, дополненного моделью нейронного слоя с латеральными связями.— В кн.: Тр. IV Всесоюз. акуст. конф. М.: ВИНИТИ, 1968.
24. *Позин Н. В.* Моделирование нейронных структур. М.: Наука, 1970. 260 с.
25. *Поляков Г. И.* Основы систематики нейронов коры большого мозга человека. М.: Медицина, 1973. 308 с.
26. *Пуцилло Е. В., Шмелев Л. А.* Количественная оценка возможностей ветвящихся дендритов.— В кн.: Системы управления. М.: Наука, 1973, с. 359—365.
27. *Радионова Е. А.* О тормозных явлениях в импульсной активности кохлеарного ядра кошки.— ВНД, 1968, т. 18, № 1.
28. *Розенблатт Ф.* Принципы нейродинамики. Перцептроны и теория механизмов мозга. М.: Мир, 1965. 480 с.
29. *Симкин Г. Н., Патлякевич Н. Д.* Локационные системы летучих мышей фауны СССР. Сообщ. 1. Род ночницы.— Зоол. журн., 1969, т. 48, № 10.
30. *Симкин Г. Н., Патлякевич Н. Д.* Локационные системы летучих мышей фауны СССР. Сообщ. 2. Кошаны и нетопыри.— Зоол. журн., 1970, т. 49, № 8.
31. *Симкин Г. Н.* О некоторых закономерностях развития локационного процесса у остроухих ночниц при пеленгации, распознавании и выборе объемных мишеней сложной конфигурации в условиях свободного полета.— Биол. науки, 1970, № 3.
32. *Соколов Е. Н.* Нейронные механизмы саккадических движений глаз.— Вопр. психологии, 1980, № 3, с. 62—77.
33. *Супин А. Я.* Нейрофизиология зрения млекопитающих. М.: Наука, 1981. 251 с.
34. *Соколов Е. Н., Черноризов А. М.* Нейронные механизмы цветового зрения.— Вестн. МГУ. Сер. 14, Психология, 1981, № 2, с. 30—40.
35. *Тимин Е. Н., Шмелев Л. А.* Моделирование на ЭЦВМ распространения последовательности спайков по неоднородному нерв-

ному волокну.— В кн.: Актуальные вопросы технической кибернетики. М.: Наука, 1972, с. 282—287.
36. Физиология сенсорных систем: Руководство по физиологии. Л.: Наука, 1972. Ч. 2. 632 с.
37. *Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичюс Г. Г.* Искусственные органы чувств. Проблемы моделирования сенсорных систем. М.: Наука, 1979, 179 с.
38. *Францевич Л. И.* Зрительный анализ пространства у насекомых. Киев: Наук. думка, 1980. 251 с.
39. *Фукунага К.* Введение в статистическую теорию распознавания образов. М.: Наука, 1979. 367 с.
40. *Харач Г. М., Экспер Л. И.*— Вестн. машиностроения, 1974, № 4, с. 61.
41. *Шаде Д., Форд Д.* Основы неврологии. М.: Мир, 1976.
42. *Шаповалов А. И.* Клеточные механизмы синаптической передачи. М.: Медицина, 1966.
43. *Шмелев Л. А.* Гипотетический механизм переработки информации в дендритах нейрона.— В кн.: Оптимизация. Исследование операций. Бионика. М.: Наука, 1973, с. 254—261.
44. *Экклз Д.* Тормозные пути центральной нервной системы. М.: Мир, 1971. 390 с.
45. *Экклз Д.* Физиология синапсов. М.: Мир, 1966. 396 с.
46. Элементы теории биологических анализаторов/Н. В. Позин, О. В. Левашов, И. А. Любинский и др. М.: Наука, 1978. 360 с.
47. *Эдельман Д., Маунткасл В.* Разумный мозг. М.: Мир, 1981. 131 с.
48. *Andersen P., Andersson S. A.* Physiological basis of the alph rhytm. N. Y.: Appleton-Century-Crofts, 1968.
49. *Bekesy G.* Experiments in hearing. McGrow-Hill Book Co., Inc., 1960.
50. *Burns B. D., Pritchad R.* Geometrical illusions and the response of neurons in the cat's visual cortex to angle patterns.— J. Physiol., 1971, vol. 213, p. 599—616.
51. *Burr D., Morron C., Maffei I.* Intra-cortical inhibition prevents simple cells from responding to textured visual patterns.— Exp. Brain Res., 1981, vol. 43, p. 455—458.
52. *Dow B. M., Snyder A. Z., Vautin R. G., Bauer R.* Magnification factor and receptive field size in foveal striate cortex on the monkey.— Ibid., 1981, vol. 44, p. 213—228.
53. *Erlanger H. S., Gasser J.* Electrical signs of nervous activity. Philadelphia, 1937.
54. *Evinger C., Kaneko R. S., Fuchs A. F.* Oblique saccadic eye movements in the cat.— Exp. Brain Res., 1981, vol. 41, p. 370—379.
55. *Fischer B., Boch R.* Selection of visual targets activates prelunate cortical cells in trained rhesuas monkey.— Ibid., 1981, vol. 41, p. 431—433.
56. *Garey L. J., Saini K. D.* Golgi studies of the normal development of neurons in the lateral geniculate nucleus of the monkey.— Ibid., 1981, vol. 44, p. 117—128.
57. *Godschalk M., Lemon R. N., Nijs H. G. T., Kuypers H. G. J. M.* Behaviour of neurons in monkey pari-arcuate and precentral cortex before and during visually guieded arm and hand movements.— Ibid., 1981, vol. 43, p. 113—116.

58. *Gordon G., Jukes M. G. M.* Dual organization of the exteroreceptive components of the cat's cracile nucleus.— J. Physiol., 1964, vol. 173 p. 263.
59. *Gordon G., Paine G. H.* Functional organization in nucleus gracilis of the cat.— J. Physiology (London), 1960, vol. 153, p. 331.
60. *Griffin D., Grinnel A.* Ability of bats to discriminate echoes from bouder noise.— Science, 1958, vol. 128, p. 3316.
61. *Griffin D., Webster F., Michael C.* The echolocation of flying insects by bats.— Ann. Behav., 1960, vol. 8.
62. *Greuizfeldt O. D., Ito M.* Functional synaptic organization of primary visual cortex neurons in the cat.— Exp. Brain Res., 1968, vol. 6, p. 324—352.
63. *Grinnel A.* Neurophysiological correlates of echolocation in bats.— Techn. Rep., 1962, vol. 30.
64. *Hall J. L.* Binaural interaction in the accessory superior-olivary nucleus of the cat.— J. Acoust. Soc. Amer., 1970, vol. 37, N 5.
65. *Hammond P.* Simultaneous determination of directional tuning of complex cells in cat striate cortex for bar and for texture motion.— Exp. Brain Res., 1981, vol. 41, p. 364—369.
66. *Harrison J. M., Downey P.* Intensity changes at the ear as a function of the azimuth of the tone sourse: a Comparative study.— J. Acoust. Soc. Amer., 1970, vol. 47, N 6.
67. *Harth E., Beck B., Pertile G., Young F.* Signal stabilization and noise suppression in neural systems.— Kybernetik, 1970, vol. 7, p. 112.
68. *Heggelund P.* Receptive field organization of simple sells in cat striate cortex.— Exp. Brain Res., 1981, vol. 42, p. 89—98.
69. *Heggelund P.* Receptive field organization of complex cells in cat striate cortex.— Ibid., 1981, vol. 42, p. 99—107.
70. *Henson O. D.* The activity and function of the middle-ear muscle in echolocating bats.— J. Physiol., 1965, vol. 180, N 4.
71. *Herman R., Maulucci R.* Visually triggered eye-arm movements in man.— Exp. Brain Res., 1981, vol. 42, p. 392—398.
72. *Hubel D. H., Wiesel T. N.* Reseptive fields of single neurons in the cat's striate cortex.— J. Physiol., 1959, vol. 148, p. 574—591.
73. *Hyvarinan J., Hyvarinen L., Linnankoski I.* Modification of parietal association cortex and functional blindness after binocular deprivation in young monkeys.— Exp. Brain Res., 1981, vol. 42, p. 1—8.
74. *Johnson K. O.* Reconstruction of population response to a vibratory stimulus in quickly adapting mechanoreceptive afferent fiber population innervating glabrous skin of the monkey.— J. Neurophysiol., 1974, vol. 37, N 48.
75. *Joshua D. E., Bishop P. O.* Binocular single vision and depth discrimination. Receptive field disparaties for central and peripheral vision and binocular interaction on peripheral single units in cat striate cortex.— Exp. Brain Res., 1981, vol. 10, p. 389—416.
76. *Kandel E. R.* Cellular basis of behaviour. San Francisco; W. H. Freeman a. Co., 1976. 727 p.
77. *Kay L.* Orientation of bats and men by ultrasonic echolocation.— Brit. Communs and Electronics, 1961, N 8.

78. *Kay L.* A plausible explanation of the bat's echolocation acuity.— Ann. Behav., 1962, vol. 10, N 1/2.
79. *Kuypers H. G. J. M., Hoffman A. L., Beasley R. M.* Distribution of cortical feedback fibres in the nuclei cuneatusand gracilus.— Proc. Soc. Exp. Biol. and Med., 1961, vol. 108, p. 634.
80. *Kuypers H. G. J. M., Tuerh J. D.* The distribution of the cortial fibres within the nuclei cuneatus and gracilus in the cat.— J. Anat., 1964, vol. 98, N 143.
81. *Lackner J. R., Graybiel A.* Illusions of the postural, visual and aircraft motion elicited by deep knee bends in the increased gravitoinertial force phase of parabolic flight. Evidence for dynamics sensory-motor calibration to earth gravity force levels.— Exp. Brain Res., 1981, vol. 44, p. 312—317.
82. *Langner G., Bonke D., Scheich H.* Neuronal discrimination of natural and synthetic vowels in field L of trained mynah birds.— Ibid., 1981, vol. 43, p. 11—24.
83. *Levine M. W., Shefner J. M.* Distance-dependent interaction between the rod and the cone systems in goldfish retina.— Ibid., 1981, vol. 44, p. 353—361.
84. *Masterton R. B., Jone J. A., Diamond J. T.* Role of brainstem auditory structures in sound localization. 1. Trapezoid body, superior olive and lateral lemniscus.— J. Neurophysiol., 1967, vol. 30, p. 341.
85. *McComas A. J.* Responses of the rat dorsal column system to mechanical stimulation on the hind paw.— J. Physiol., 1963, vol. 166, p. 465.
86. *Mountcastle V. B.* Some functional properties of the somatic afferent system.— In: Sensory communication: Contributions, 403./Ed. Rosenblith W. A. Cambridge (Mass.): MIT press, 1961.
87. *Mountcastle V. B., Talbot W. H., Sakatu H., Hyoarinen J.* Cortical neuronal mechanisms in flutter-vibration studied in unanesthetized monkeys. Nueronal periodicity and frequency discrimination.— J. Neurophysiol., 1969, vol. 32, p. 452.
88. *Nordmarc J.* Perception of distance in animal echolocation.— Nature (London), 1960, vol. 188, N 4755.
89. *Poggio G. F., Mountcastle V. B.* The functional properties of ventrobasal thalamic neurons studied in unanesthetized monkeys.— Bull. John Hopkins Hosp., 1960, vol. 106, p. 316.
90. *Poggio G. F., Mountcastle V. B.* A study of the functional contributions of the Lemniscal and spinothalamic systems to somatic sensibility.— Ibid., p. 226.
91. *Pribram K. H., Lassonde M. C., Ptito M.* Classification of the receptive field properties in cat visual cortex.— Exp. Brain Res., 1981, vol. 43, p. 119—130.
92. *Pye D.* Echolocation by bats.— Endeavour, 1961, vol. 20, N 78.
93. *Pye D.* Perception of distance in animal echolocation.— Nature (London), 1961, vol. 190, N 4773.
94. *Pye D.* A theory of echolocation by bats.— J. Laryngol. and Otol., 1960, vol. 74, N 10.
95. *Pye D.* Mechanismus of echolocating in animal orientation.— Ergebn. Biol., 1963, Bd. 26.
96. *Rall W.* Theory of physiological properties of dendrites.— Ann. N. Y. Acad. Sci., 1962, vol. 96, N 4.

97. *Ramon y Cajal S.* Histologie du système nerveux de l'homme et des vertèbres, II. P.: Maloine, 1911.
98. *Ramon y Cajal S.* Histologie du système nerveux de l'homme et des vertèbres, II. P.: Maloine, 1909.
99. *Richards W.* Stereopsis and stereoblindness.— Exp. Brain Res., 1970, vol. 10, p. 380—388.
100. *Shiller P. H., Stryner M.* Single-unit recording and stimulation in superior colliculus at alert rhesus monkey.— J. Neurophysiol., 1972, vol. 35, p. 915—1024.
101. *Schiller P. H.* The discharge characteristics of single units in the oculomotor and abducens nuclei of the unanesthetized monkey.— Exp. Brain Res., 1970, vol. 10, p. 347—362.
102. *Schmitt F. O., Dev P., Smith B. H.* Electrotonic processing of information by brain cells.— Science, 1976, vol. 193, p. 114—120.
103. *Sheibel M. E., Sheibel A. B.* The organization of the nucleus reticularis thalami. A Golgi study.— Brain Res., 1966, vol. 1, N 43.
104. *Singer W.* Topografic organization of orientation columns in the cat visual cortex: A deoxyglucose study.— Exp. Brain Res., 1981, vol. 44, p. 431—436.
105. *Singer W., Freeman B., Rauschecker J.* Restriction of visual experience to a single orientation effects the organizaion of orientation columns in cat visual cortex: A study with deoxyglucose.— Ibid., 1981, vol. 41, p. 199—215.
106. *Stevens S. S., Newman E. D.* The localization of actual sourse of sound.— Amer. J. Physiol., 1936, vol. 48, p. 297.
107. *Suga N., Kujiraik, O'Neill.* How biosonar information is represented in the bat brain.— In: Proc. of the Intern. Union of Physiol. Sci. Budapest, 1980, p. 253—254.
108. *Talbot W. H., Darian-Smith J., Kornhuber H. H., Mountcastle V. B.* The sense of flatter-vibration: Comparison of the human capacity with response patterns of mechanoreception afferents from the monkey hand.— J. Nuerophysiol., 1968, vol. 31, p. 301—334.
109. *Trumpold H., Hoffmann P.* Beziehungen zwischen der welligkeit und der rauheit von oberflachen, An loge 3 zur zuarbeit zum thema 0190—68. Techniche Hochule K-M-Stadt, 1971.
110. *Tolhurst D. J., Dean A. F., Thompson I. D.* Preffered direction of movement as an element in the organization of cat visual cortex.— Exp. Brain Res., 1981, vol. 44, p. 340—342.
111. *Tonndorf J.* Time-frequency analysis along the partition of cochlear models: a modified place concept.— J. Acoust. Soc., Amer., 1962, vol. 34, N 8.
112. *Tsumoto T., Freeman R. D.* Effects of strabismus on development of cortico-geniculate projections in the kitten.— Exp. Brain Res., 1981, vol. 44, p. 337—339.
113. *Whittington D. A., Heep-Reymond M. C., Flood W.* Eye and head movements to auditory targets.— Ibid., 1981, vol. 41, p. 358—363.

ЗАДАЧИ

2.1. Вдоль однородного пассивного дендрита (рис. 2.8) расположено n синапсов. Расстояния между соседними синапсами одинаковые, равные Δx. На синапсы приходят сигналы, описываемые вектором возбуждения $\mathbf{f}$. Веса синапсов одинаковые, равные c_0. Определить вектор выходного возбуждения $\mathbf{g}$ и распределение ВПСП $g(x)$ вдоль дендрита.

2.2. Дендрит $Д_1$ связан дендро-дендритными контактами c_i^{12} $(i = 1, 2, \ldots, m)$ с дендритом $Д_2$. На $Д_1$ поступает входное воздействие $\mathbf{f}$. Заданы матрицы связей $\hat{C}^1$ и $\hat{C}^{12}$. Определить выходное возбуждение $Д_2$— $\mathbf{g}^2$. Определить компоненты вектора $\mathbf{g}^2$— g_i^2.

2.3. Дендрит $Д_1$ связан дендро-дендритными контактами c_i^{12} с дендритом $Д_2$. На $Д_1$ приходит сигнал $\mathbf{f}^1$, на $Д_2$— сигнал $\mathbf{f}^2$ и сигнал $\mathbf{g}^1$ по дендро-дендритным синапсам от $Д_1$. Матрицы связей соответственно равны $\hat{C}^1$, $\hat{C}^2$ и $\hat{C}^{12}$. Определить $\mathbf{g}^2$. Определить коэффициенты матрицы $\hat{C}^{12}$.

2.4. Деполяризующие и гиперполяризующие мембрану дендрита синапсы, расположенные вдоль дендрита, создают распределение ВПСП — $g(x)$ (рис. 2.9). Как меняется скорость $v(x)$ спайка вдоль x?

2.5. Спайк со скоростью v_0 распространяется слева направо вдоль дендрита, диаметром d_0, с локальными неоднородностями (расширениями). Коэффициенты расширений k_1, k_2, k_3 соответственно первого, второго, третьего расширений равны $k_0/2$, $2k_0$, $k_0/2$. Пояснить качественное изменение скорости спайка вдоль x.

2.6. Доказать, что при расположении вдоль дендрита возбуждающих синапсов максимум распределения ВПСП не может располагаться между синапсами, а обязательно приходится на один из синапсов.

2.7. Вдоль дендрита расположены одинаковые синапсы $c_1 = c_2 = \ldots = c_n = c_0$ на расстояниях $\Delta x_{i\,i+1} = \Delta$. Частоты $f_1 = \alpha f_0$, $f_2 = \alpha^2 f_0$, . . ., $f_n = \alpha^n f_0$. Заданы $f_0 = 1$ Гц, $\alpha = 2$, $c_0 = 0{,}001$ Вс, $h = 1$ мВ, $\tau_g = 1$ с, $\Delta = \lambda \ln 2$ м, $x_1 = 0$, $n = 5$.
Определить ν^*.

2.8. Как представить селективную характеристику детектора в форме диаграммы направленности вектора возбуждения $\mathbf{F}_j(t)$?

2.9. Как представить профиль векторов возбуждения $\mathbf{F}$ на наборе детекторов D_j в форме диаграммы направленности?

2.10. По матрицам возбуждений $\| f_{qj} \|$ первичных детекторов и матрицам двух стимульных наборов $\| f_{qj} \|$ и $\| f_{pj} \|$ получить матрицу субъективных различий ψ_{qp} при $| F_q | = | F_p | = 1$.

2.11. По матрице субъективных расстояний построить матрицу возбуждений для стимулов S_p к матрице S_q.

2.12. По матрице возбуждений первичных детекторов и матрице связей первичных детекторов со вторичными найти матрицу возбуждений вторичных детекторов.

2.13. По матрице возбуждений первичных детекторов и матрице возбуждений вторичных детекторов найти матрицу связей.

2.14. Даны матрица связей и матрица возбуждений вторичных детекторов. Найти матрицу возбуждений первичных детекторов.

2.15. В чем состоит эффект обострения селективных характеристик детекторов, являющийся следствием латерального торможения?

2.16. Представить эффект латерального торможения в матричном виде.

2.17. Как изменятся характеристики и профили возбуждения вторичных детекторов при действии латерального торможения?

2.18. Куда поворачивается вектор возбуждения при адаптации к стимулу, вектор возбуждения которого имеет равные компоненты?

2.19. Как меняется профиль возбуждения под влиянием адаптации первичных детекторов?

2.20. Как меняются векторы возбуждений первичных детекторов в результате латерального торможения?

2.21. Пояснить механизм адаптации первичных детек-

торов в простейшем анализаторе с двумя входами.

2.22. Определить значения векторов возбуждения детекторов с двумя входами после адаптации. Значения векторов возбуждения $f_1 = 8$, $f_2 = 6$; коэффициент адаптации $\gamma(t) = 0{,}5$.

2.23. Как меняется различительная чувствительность под влиянием адаптации первичных детекторов? Оценить величины изменения компонентов двух векторов возбуждения $\mathbf{G}$ и $\mathbf{H}$, порождаемых двумя сравниваемыми стимулами. Адаптирующий стимул задает следующие компоненты вектора возбуждения $\mathbf{F}$: $f_1 = 8$, $f_2 = 6$, $\chi(t) = 0{,}5$; $g_1 = 8$, $g_2 = 7$, $h_1 = 7$, $g_2 = 6$.

2.24. Как будет восприниматься стимул S_2 после адаптации первичных детекторов к стимулу S_1? Стимул S_1 вызывает вектор возбуждения $\mathbf{F} = (f_1, f_2)$. Найти новые значения g_1^* и g_2^*, если $f_1 = 8$, $f_2 = 6$, $\gamma(t) = 0{,}5$; $g_1 = 5$, $g_2 = 5$.

2.25. Как меняется профиль возбуждения на популяции детекторов в результате адаптации?

2.26. Определить результирующие значения $\mathbf{F}^*$ и $\mathbf{G}^*$ по заданным $\mathbf{F}$, $\mathbf{G}$, $|\mathbf{F}|$, $|\mathbf{G}|$, $\alpha(l)$ — функции латерального торможения между одноименными первичными детекторами, l — расстоянию между детекторами. Имеется поле анализаторов, построенных из первичных детекторов с двумя входами. Эти первичные детекторы связаны латеральными тормозными связями так, что связи имеются только между одноименными детекторами. Связь тем сильнее, чем ближе детекторы друг к другу. $\mathbf{F} = (8,6)$, $\mathbf{G} = (3,4)$, $\alpha(l) = 0{,}5$.

2.27. Определить результирующее значение субъективного различия между стимулами $\mathbf{F}$ и $\mathbf{G}$ ($\mathbf{F}_1 = (8,6)$, $\mathbf{G} = (3,4)$) и величину изменения различительной чувствительности в результате латерального торможения ($\alpha = 0{,}5$).

2.28. Определить угол расхождения профилей возбуждения вторичных детекторов под влиянием латерального торможения одноименных первичных детекторов.

2.29. Определить, как изменится отношение сигнал/шум в результате латерального торможения между одноименными первичными детекторами. Заданы:

$\mathbf{F}_S$ — вектор сигнала, $\mathbf{F}_N$ — вектор шума, α — коэффициент латерального торможения.

2.30. Как меняются порог и стимул в тестовом поле при действии индуцирующего поля?

2.31. Определить результирующую реакцию вторичного детектора при действии латерального торможения с коэффициентами k_{ij} и порогом θ_{ij}.

2.32. Как меняется диаграмма направленности детекторов в результате латерального торможения между вторичными детекторами?

2.33. Как взаимодействуют одновременно действующие стимулы?

2.34. Как взаимодействуют следовые эффекты последовательно действующих стимулов?

2.35. Найти субъективное расстояние по компонентам векторов возбуждения $\mathbf{F}_1$ и $\mathbf{F}_2$.

2.36. Найти координаты перцептивного пространства по субъективному расстоянию. Даны субъективные расстояния $d_{12} + d_{23} + d_{31} = 2\pi R$. Найти длины векторов возбуждения стимулов и углы их наклона по отношению к направлению первого стимула.

2.37. Как селективно настроить инвариантный детектор на стимул, определяющийся вектором возбуждения $\mathbf{F}$?

2.38. Как физически реализовать инвариантный экран в технике?

3.1. Какой вид будут иметь области возбуждения на уровнях L_1 — L_5 модели подсистемы бинаурального анализа длительных звуков в ответ на тональный сигнал частоты f и амплитуды A от источника звука, расположенного в равносигнальной зоне?

6.1. Как зависит акустическая саккада от положения линии взора?

6.2. Как производится саккада, вызванная тактильным стимулом?

6.3. Как производится произвольная саккада в темноте?

6.4. Как производится произвольная саккада в отношении точки инвариантного экрана, не представленной в данный момент на аконстантном экране?

ОТВЕТЫ

2.1. $\mathbf{g} = \hat{C}_0\mathbf{f}$, где $c_{0ij} = c_0 e^{-|i-j|\frac{\Delta x}{\lambda}}$;

$$g(x) = c_0 \sum_{j=1}^{n} e^{-\frac{|x-(j-1)\Delta x|}{\lambda}} f_j.$$

2.2. $\mathbf{g}^2 = \hat{C}^{12}\hat{C}^1\mathbf{f}$;

$$g_i^2 = \sum_{k=1}^{m}\sum_{j=1}^{n} c_j^1 c_k^2 e^{-\left(\frac{|x_k - x_j|}{\lambda_1} + \frac{|x_k - x_i|}{\lambda_2}\right)} f_j.$$

2.3. $\mathbf{g}^2 = \hat{C}^{1,2}\hat{C}^1\mathbf{f}^1 + \hat{C}^2\mathbf{f}^2$;

$$c_{ij}^{12} = c_i^{12} \cdot \exp(-|x_i - x_j|/\lambda).$$

2.6. Доказательство. Предположим, что максимум ВПСП может приходиться на некоторый интервал (x_k, x_{k+1}), где k — номер синапса, тогда в точке x^* на этом интервале

$$g(x^*, t) = \frac{1}{\tau_д}\sum_{i=1}^{n} c_i \left(\frac{1 - e^{-t/\tau_0}}{1 - e^{-1/f_2\tau_д}}\right) e^{-|x_i - x^*|/\lambda}$$

Условие, что $g(x^*, t) = \max\{g(x, t)\}$:

$$\left.\frac{\partial g(x, t)}{\partial x}\right|_{x=x^*} = 0\,(1), \quad \left.\frac{\partial^2 g(x, t)}{\partial x^2}\right|_{x=x^*} < 0. \qquad (2)$$

Из соотношения (2) получаем

$$\frac{\partial^2 g(x, t)}{\partial x^2} = \left(\frac{1 - e^{-\frac{t}{\tau_д}}}{\tau_д \lambda^2}\right)\sum_{i=1}^{n}\left(\frac{c_i}{1 - e^{-1/f_i\tau_д}}\right) e^{-\frac{|x_i - x^*|}{\lambda}} < 0.$$

Но этого не может быть, так как $(1 - e^{-t/\tau_д})/\tau_д\lambda^2 > 0$ и каждое слагаемое суммы больше нуля. Стало быть, в промежутках (x_k, x_{k+1}) (где $k = 1, 2, \ldots, n$) могут быть только локальные минимумы $g(x, t)$. Следовательно, x^* не может находиться в интервалах (x_k, x_{k+1}), а также $(0, x_1)$ и (x_n, ∞), так как $g(x, t)$ на этих участках меньше, чем на участке (x_1, x_n). Поэтому x^* может быть лишь одной из точек ряда $x_1, x_2, x_3, \ldots, x_n$. Функция $g(x)$ имеет в этих точ-

ках локальные максимумы, а в промежутках между этими точками — локальные минимумы.

2.7. $\nu^* = (c_0 f_0/\tau_д h)(\alpha e^{-(n-1)\Delta/\lambda}[1 - \alpha^n e^{n\Delta/\lambda}]/(1 - \alpha e^{\Delta/\lambda}))$; $\nu^* \simeq 42{,}6$ Гц

2.8. Вдоль направления вектора возбуждения $\mathbf{F}_j$ отложить скалярное произведение $(\mathbf{F}_j, c_j)$, где $c_j = \text{const}$, $\mathbf{F}_j$ — переменная.

2.9. Вектор возбуждения $\mathbf{F}$ скалярно умножается на вектор связей $\mathbf{C}_j$. Скалярные произведения $D_j = (\mathbf{F}, \mathbf{C}_j)$ откладываются по направлению векторов связей. Максимум $| D_j |$ достигается в том детекторе, у которого F_j коллинеарен $\mathbf{C}_j$.

2.10. $\| \cos\psi_{qp} \| = \| f_{qj} \| \, \| f_{pj} \|^{\mathrm{T}}$ или $\| \cos\psi_{qp} \| = \| f_{qj} \| \, \| f_{jp} \|$, $\cos\psi_{qp} = (\mathbf{F}_q, \mathbf{F}_p)$, $\psi_{qp} = \arccos(F_q, F_p)$.

2.11. $\| f_{qj} \| = \| \cos\psi_{qp} \|^{-1} \| f_{jp} \|^{-1}$

2.12. $\| f_{ij} \| \, \| c_j k \| = \| d_{ik} \|$.

2.13. $\| c_{jk} \| = \| f_{ij} \|^{-1} \| d_{ik} \|$.

2.14. $\| f_{ij} \| = \| d_{ik} \| \, \| c_{jk} \|^{-1}$.

2.16. $\| d_{ik} \| — \| (\mathbf{k}, \mathbf{D}_g) \|$,

где $\| d_{ik} \|$ — матрица возбуждений вторичных детекторов до латерального торможения, i — индекс стимула, k — индекс детектора; $\| d^*_{ik} \|$ — матрица возбуждений вторичных детекторов, $\mathbf{k}$ — дополняющий вектор тормозных связей, $\mathbf{D}_g$ — дополняющий вектор возбуждения.

2.19. Под влиянием адаптации векторы возбуждения $\mathbf{F}$ переходят в векторы $\mathbf{F}^*$. Профиль возбуждения перемещается так, что максимум приходится на детектор D_k, вектор связи которого коллинеарен новому вектору возбуждения $\mathbf{F}^*$.

2.20. Векторы возбуждения расходятся на тем больший угол ψ, чем больше различие в исходных векторах возбуждения.

2.21. Стимул вызывает в каждом первичном детекторе возбуждение, которое можно формально описать вектором возбуждения. Вектор возбуждения взаимодействует с векторами связей набора детекторов. В том детекторе, где вектор связей коллинеарен вектору возбуждения, достигается максимум возбуждения детектора. Под влиянием стимула в первичных детекторах развивается адаптация, пропорциональная степени возбуждения этого детектора. В результате компоненты вектора воз-

буждения меняются и максимум возбуждения создается на другом вторичном детекторе. Стимул под влиянием адаптации воспринимается другим.

2.22. Величины компонентов векторов после адаптации определяются по формуле $f_i^* = f_i\,(1 - \gamma\,(t) f_i / \mid F \mid)$. Отсюда $f_1^* = 4{,}8$; $f_2^* = 4{,}2$.

2.23. Под влиянием адаптации угол ψ между двумя векторами возбуждения **G** и **H** увеличивается, увеличивается субъективное расстояние ψ^* между ними, различительная чувствительность анализатора растет: $g_i^* = g_i\,(1 - \gamma\,(t)(f_i / \mid \mathbf{F} \mid)$, $h_i^* = h_i\,(1 - \gamma\,(t)(f_i / \mid \mathbf{F} \mid)$, $g_1^* = 4{,}8$; $g_2^* = 4{,}9$; $h_1^* = 4{,}2$; $h_2^* = 4{,}2$.

Различительная чувствительность определяется по формулам $\psi = \psi_H - \psi_G$; $\psi_H = \operatorname{arctg}\,(h_1/h_2)$, $\psi_G = \operatorname{arctg}\,(g_1/g_2)$; $\Delta\psi = \psi^* - \psi$, $\psi^* = \psi_H^* - \psi_G^*$. Отсюда $\psi = 0°33'$; $\psi^* = 0°35'$; $\Delta\psi = 2'$.

2.24 Предварительная адаптация приведет к тому, что максимум возбуждения переместится на другой детектор с координатами выходного вектора возбуждения g_1^* и g_2^*: $g_1^* = g_1(1 - \gamma\,(t)(f_1 / \mid F \mid))$; $g_2^* = g_2(1 - \gamma\,(t)(f_2 / \mid F \mid)$; $g_1^* = 3$, $g_2^* = 3{,}5$.

2.25. Если величину реакции каждого вторичного детектора отложить на направлении вектора связей, то получим аналог диаграммы направленности с максимумом на одном из детекторов. Под влиянием адаптации диаграмма направленности поворачивается и меняется по форме, т. е. становится короче и сжимается сильнее по той координате, по которой больше входной сигнал.

2.26. $f_k^* = f_k\,(1 - \alpha\,(l)(g_k / \mid G \mid)$, $g_k^* = g_k\,(1 - \alpha\,(l)\,(f_k / \mid \mathbf{F} \mid))$, $\mathbf{F}^* = (5{,}6;\ 3{,}6)$, $\mathbf{G}^* = (1{,}8;\ 2{,}8)$.

2.27. $\psi = \operatorname{arctg} f_1/f_2 - \operatorname{arctg} g_1/g_2$; $\psi^* = \operatorname{arctg} f_1^*/f_2^* - \operatorname{arctg} g_1^*/g_2^*$; $\Delta\psi = \psi^* - \psi$; $\psi = 16°26'$; $\psi^* = 24°53'$, $\Delta\psi = 8°27'$.

2.28. Реакция каждого вторичного детектора равна скалярному произведению вектора возбуждения на вектор его связей. Если отложить реакцию вторичного детектора на направлении его вектора связей, то получим аналог диаграммы направленности. Два стимула вызывают две такие диаграммы.

Под влиянием латерального торможения они расходятся.

2.29. Определим f_S^* и f_N^* : $f_S^* = f_S\,(1 - \alpha\,(g_S/|\,\mathrm{G}_S\,|))$, $f_N^* = f_N\,(1 - \alpha\,(g_N\,/\,|\,\mathrm{G}_N\,|))$. Сигнал на одном из локальных анализаторов содержит сигнал и помеху. Кроме того, помеха действует на соседние детекторы. Разложим вектор возбуждения на $\mathbf{F}_N$ и $\mathbf{F}_S$ и сравним отношения сигнал/шум до и после латерального торможения между детекторами: $\mathbf{F}_N^* = \mathbf{F}_N - \alpha\mathbf{G}_N$, $\mathbf{G}_N^* = \mathbf{G}_N - \alpha\mathbf{F}_N$, $\mathbf{F}_N^* = \mathbf{F}_N - \alpha\mathbf{G}_N$, $\mathbf{F}_S^* = \mathbf{F}_S - \alpha G_S$, при $\mathbf{G}_S = 0$. Поэтому $\mathbf{F}_S^* = \mathbf{F}_S$. Таким образом, шумовая компонента, общая для всего поля, уменьшается, а присутствующая в сигнале возрастает.

2.30. Компоненты вектора $F_т$ уменьшаются тем больше, чем ближе к нему по направлению индуцирующий вектор $\mathbf{F}_и$. Если $|\,\mathbf{F}_и\,| > |\,\mathbf{F}_т\,|$, то индуцирующее поле повысит порог в тестовом поле. Поскольку латеральное торможение некоторое время сохраняется, стимул в тестовом поле будет ослаблен (последовательная маскировка).

2.31. $d_j^* = d_j - \sum\limits_{i=1}^{n} k_{ij}\,(e_j - \theta_{ij})$,

где $k_{ij} = 1/R\,\arccos\,[(\mathbf{C}_j,\ \mathbf{C}_i)\ /\ |\,\mathbf{C}_j\,|\,|\,\mathbf{C}_i\,|]$.

2.32. В результате латерального торможения диаграмма направленности не меняет направления (сигнал воспринимается без изменений), но делается более острой.

2.33. Два стимула S_k и S_l создают два вектора возбуждения $\mathbf{F}_k$ и $\mathbf{F}_l$. В каждом первичном детекторе возникает сумма компонентов. Сложение возбуждений порождает новый вектор возбуждения F_{k+l}, возбуждение перемещается на другой детектор, кроме случая, когда оба вектора возбуждения равны.

2.34. Пусть S_k вызывает вектор возбуждения $\mathbf{F}_k$, который через некоторое время становится $\mathbf{F}_k^*$. Если теперь действует стимул S_l, порождающий вектор $\mathbf{F}_l$, то следовые эффекты складываются: $\mathbf{F}_k^* + \mathbf{F}_l$. Чем слабее след, тем меньше вклад стимула в эффект смешения стимулов. Если компоненты вектора имеют разные знаки, то может произойти «аннигиляция» возбуждения — наступает исчезновение стимула.

2.35. $(\mathbf{F}_1, \mathbf{F}_2) = \cos\psi_{12} \mid \mathbf{F}_1 \mid \mid \mathbf{F}_2 \mid$, $\psi_{12} = \arccos [(\mathbf{F}_1, \mathbf{F}_2)/ \mid \mathbf{F}_1 \mid \mid \mathbf{F}_2 \mid]$.

2.36. $\psi_{12} = d_{12}/R$, $\psi_{23} = d_{23}/R$, $\psi_{31} = d_{31}/R$, $\mid \bar{F}_1 \mid_{11} = R \sin\psi_{12}$, $f_{12} = R \cos\psi_{12}$; $f_{21} = R \sin(\psi_{12} + \psi_{23})$, $f_{22} = R \cos(\psi_{12} + \psi_{23})$, $f_{31} = R \sin\psi_{31}$, $f_{32} = k \cos\psi_{31}$.

2.37. Инвариантный детектор настраивается на **F** под влиянием сигналов другого анализатора, подающего модифицирующий вектор **M**, который изменяет вектор связей **C** за счет изменения адресации сигналов: $i = (\mathbf{F}, \mathbf{M})$.

2.38. С аконстантного экрана изображение через оптическую телевоспроизводящую систему поступает на электронно-лучевую трубку. На экране электронно-лучевой трубки изображение может быть смещено подачей дополнительного напряжения на XX и YY пластины отклоняющей системы. Таким образом, при небольших перемещениях изображения по аконстантному экрану (воспринимающему экрану принимающей телевизионной трубки), обусловленных изменением направления взора, на инвариантном экране (телеэкране) все изображение будет оставаться на своем месте, если на пластины XX и YY подать напряжения U_x и U_y, пропорциональные смещению аконстантного экрана в направлениях X и Y.

3.1. 1) На L_1 (правой и левой стороны) будет локальная область возбуждения с центром $x^* = 1/f$. Размеры области пропорциональны A.

2) На L_2 (правой и левой сторон) будет локальная область возбуждения с центром $x^* = 1/f$, простирающаяся вдоль y до $y_0{}^* = A$. Ширина области по x пропорциональна A и тем больше, чем добротность фильтров меньше.

3) На правой и левой частях L_3 — узкая полоска, простирающаяся вдоль y от точки $(x^*, 0)$ до точки (x^*, y^*).

4) На правой и левой частях L_4 возбуждение отсутствует.

5) На правой и левой частях L_5 возбуждение отсутствует.

6.1. В ответ на звук, локализованный в пространстве, глаза поворачиваются так, что линия взора совмещается с направлением на звук. Изменение ам-

плитуды саккады достигается в результате того, что детектор направления звука подключается к разным командным нейронам движений глаз в зависимости от положения линии взора. Детекторы положения линии взора управляют связями детекторов направления звука с командными нейронами.

6.2. Саккада переводит взор на место нанесения тактильного раздражения с учетом исходного положения взора. Это достигается модификацией связей между тактильными детекторами и командными нейронами под влиянием сигналов от детекторов положения линии взора.

6.3. Инвариантные детекторы константного экрана образуют поле восприятия сигналов. В полной темноте произвольный инвариантный детектор может быть выбран как цель движения глаз. Саккада, вызванная таким детектором, является произвольной. В результате саккады фовеа совмещается с выбранным детектором инвариантного экрана.

6.4. Включается командный нейрон, лежащий на направлении к цели. Глаза совершают серию саккад, используя командные нейроны, представленные в пределах аконстантного экрана.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 3

Глава 1. НЕЙРОН 8
1.1. Строение нейрона 8
1.2. Процессы на мембране 11
1.3. Нейронные сети 20

Глава 2. ОБЩАЯ ТЕОРИЯ ОРГАНИЗАЦИИ СИСТЕМ ИЗ НЕЙРОПОДОБНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ 28
2.1. Нейронные структуры и способы их описания 28
2.2. Информационные процессы в дендритных структурах 74
2.3. Информационные процессы в локальных цепях дендритных структур 84

Глава 3. СЛУХОВОЙ АНАЛИЗАТОР ИЗ НЕЙРОПОДОБНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ 100
3.1. Основные информационные преобразования в слуховой системе 101
3.2. Организация моноурального анализатора 104
3.3. Организация бинаурального анализатора 115
3.4. Нейронные механизмы активной локации . 140

Глава 4. ТАКТИЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР ИЗ НЕЙРОПОДОБНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ 156
4.1. Структура и функции отделов тактильного анализатора 156
4.2. Модель 159
4.3. Обсуждение 169

Глава 5. ЗРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР ИЗ НЕЙРОПОДОБНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ 172
5.1. Основные преобразования в зрительном анализаторе 172
5.2. Организация зрительного анализатора . . 173

Глава 6. УПРАВЛЕНИЕ ДВИЖЕНИЕМ С ПОМОЩЬЮ СТРУКТУР ИЗ НЕЙРОПОДОБНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ 204
6.1. Командный нейрон оборонительного рефлекса как элемент управления 204
6.2. Управление движением глаз 207
6.3. Константность восприятия и управление движением 210
6.4. Робот-манипулятор, построенный из нейроподобных элементов 217
Глава 7. НЕЙРОБИОНИЧЕСКИЕ ИСКУССТВЕННЫЕ ИНФОРМАЦИОННЫЕ СИСТЕМЫ 219
7.1. Нейробионический спектральный анализатор 220
7.2. Нейробионический принцип повышения точности измерения набором неточных и нестабильных детекторов 227
7.3. Нейроподобные структуры, выполняющие математические операции 240
7.4. Нейроподобные сети для решения систем линейных уравнений 248
7.5. Нейробионическая виброметрия механизмов 253
ЗАКЛЮЧЕНИЕ 259
ЛИТЕРАТУРА 262
ЗАДАЧИ 268
ОТВЕТЫ 272

ЕВГЕНИЙ НИКОЛАЕВИЧ СОКОЛОВ
ЛЕОНИД АЛЕКСАНДРОВИЧ ШМЕЛЕВ

Нейробионика

ОРГАНИЗАЦИЯ НЕЙРОПОДОБНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И СИСТЕМ

Утверждено к печати
НС по комплексной проблеме
«Кибернетика»

Редактор
В. К. Черкасова

Редактор издательства
Н. А. Ермолаева

Художник
Э. А. Дорохова

Художественный редактор
Н. Н. Власик

Технический редактор
О. М. Гуськова

Корректоры
Т. С. Козлова, В. С. Федечкина

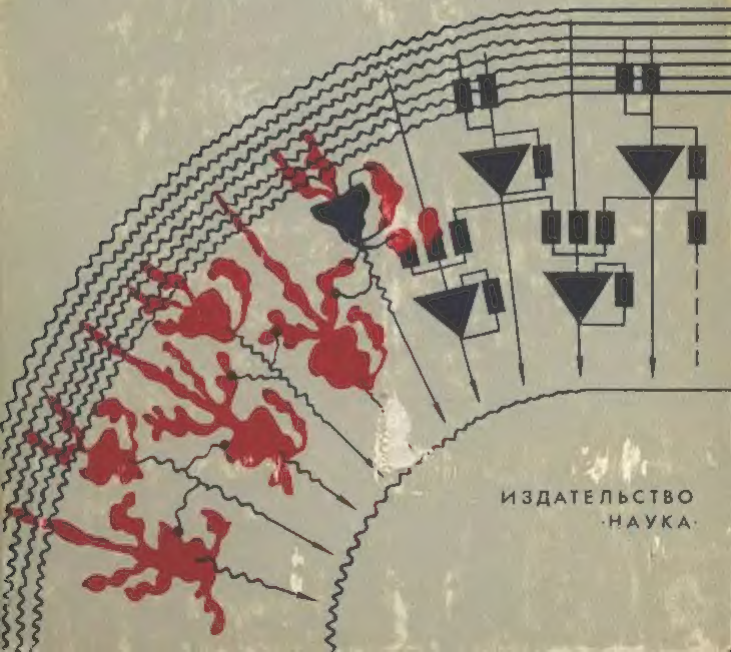
ИБ № 24434

Сдано в набор 23.12.82.
Подписано к печати 12.04.83.
Т-02784. Формат 84×108¹/₃₂
Бумага типографская № 1
Гарнитура обыкновенная
Печать высокая
Усл. печ. л. 14,7. Усл.-кр. отт. 15,34. Уч.-изд. л. 15,3
Тираж 1750 экз. Тип. зак. 2393
Цена 2 р. 30 к.

Издательство «Наука»
117864, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90

2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

Е. Н. СОКОЛОВ
Л. А. ШМЕЛЕВ

Нейробионика

ИЗДАТЕЛЬСТВО
·НАУКА·

2 р. 30 к.

Е. Н. Соколов, Л. А. Шмелев

НЕЙРОБИОНИКА

Нейробионика — наука об информационных процессах в нейроподобных элементах и системах.

В монографии развивается концепция, согласно которой сигналы и реакции в нейронных структурах мозга кодируются координатами возбужденных элементов. На основе системного анализа результатов нейрофизиологических, морфологических и психофизиологических исследований разработаны адекватные модели сенсорных и управляющих систем мозга. Рассмотренные модели могут послужить основой для создания нейротехнических протезов, разработки точных и надежных устройств из неточных и ненадежных элементов, информационных систем на однородных перестраиваемых средах, управляющих систем роботов с элементами искусственного интеллекта.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»